

annales
de
zoologie
écologie animale

INSTITUT NATIONAL
DE RECHERCHES
AGRICOLLES
CENTRE D'AGRICULTURE
CENTRE DE GIGNON

inra

AZEA9.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, R. BOUCHET, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. A.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur scientifique du Centre de Recherches de Nantes, 44076 Nantes.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès, Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

- J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Pour les « Annales de Biochimie animale, Biochimie, Biophysique », Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 Jouy-en-Josas.

- C. THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1977

Vol. 9 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

**Nouvelles données sur l'influence de facteurs externes
(lumière et température)
sur le rythme des activités de reproduction
chez *Acrolepia assectella* (Lep. Plut.)**

R. RAHN

avec la collaboration technique de Paule SERRE
Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie
Centre de Recherches de Rennes, I.N.R.A., 65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex

Résumé

Les moments d'activité des insectes ne sont pas distribués au hasard dans le nyctémère mais répondent à des critères propres à l'insecte ainsi qu'à des caractères physiques liés à son environnement. Dans le cas d'*Acrolepia assectella* (Lepidoptera, Plutellidae), il a été possible de montrer l'influence de la température nocturne et celle de la quantité de chaleur reçue par l'insecte lors du temps de lumière diurne sur la distribution temporelle des activités liées à la reproduction. Il ressort de cette étude que les températures diurnes et nocturnes élevées retardent fortement l'activité de la teigne dans la phase obscure. Inversement, le froid avance ces manifestations qui restent cependant cantonnées à la phase obscure.

Introduction

La Teigne du Poireau *Acrolepia assectella* Z. est un insecte réputé essentiellement nocturne comme l'ont montré les premières études des rythmes effectuées dans les cultures (Rahn et Brunel, 1971) et au laboratoire (Thibout, 1972, 1974 et 1976).

L'activité globale des individus des deux sexes a été suivie au laboratoire par une méthode actographique. L'importance relative des activités liées à la reproduction : comportement de parade et comportement de ponte a été ensuite appréciée à l'aide de pièges horaires : pièges sexuels dans les cultures et pièges à œufs (Rahn, 1975).

Les résultats obtenus sont exposés. L'influence de facteurs physiques extérieurs : lumière et température sur l'activité sexuelle est discutée.

1. Activité globale

1.1 Matériel et méthodes

Appareils.

L'actographe utilisé est le modèle acoustique mis au point par les laboratoires de l'I. N. R. A. ⁽¹⁾ et décrit par Turpin (1971). Les insectes à l'étude sont placés dans une petite enceinte cylindrique ($H = 15$ centimètres, $r = 4$ centimètres) portant un micro ultrasensible. Les vibrations dues aux chocs contre la paroi lors de l'activité de vol sont captées. Les informations sur les déplacements ainsi recueillies sont totalisées et le résultat en est imprimé à intervalles réguliers.

Deux précautions sont à prendre :

- veiller au bon isolement de l'appareil qui ne doit pas enregistrer de vibrations parasites ;
- s'assurer une très bonne rigidité de la cage à insectes. Celle-ci, très aérée, peut être constituée par un treillage de fil de fer (fil de 0,35 millimètre de diamètre et mailles de 0,71 mm de côté). Le cuivre et le nylon, matériels trop mous, amortissent les ondes et ne conviennent pas.

Conditions d'emploi.

Les insectes, de sexe connu, sont conservés le premier jour de leur vie d'adulte en présence de poireaux. Ils sont ensuite placés par six de même sexe dans leur habitat. Ce nombre suffit pour éviter les mouvements intempestifs pouvant parfois être observés chez ceux maintenus en grand nombre dans un faible espace. La photopériode est de 14 heures de lumière (de 5 à 19 heures) et la température de la pièce est maintenue constante à 18 °C. Deux lots d'insectes, l'un de mâles, le second de femelles sont observés simultanément durant 7 jours consécutifs à l'aide de deux appareils différents.

1.2 Résultats

— Quoique des mouvements soient perceptibles tout au long du nyctémère, les individus des deux sexes ne sont très actifs qu'au cours de la phase obscure (fig. 1).

— L'intensité des mouvements, forte au début de la phase obscure, décroît au cours de la nuit, se poursuit modérément jusqu'à la phase claire et peut augmenter juste avant ce moment chez les femelles.

— Les rythmes d'activité des individus des deux sexes sont synchrones, particulièrement au début de la phase obscure où leur intensité est la plus forte.

Il est impossible, avec ce seul enregistrement, d'interpréter la nature des déplacements enregistrés. C'est l'utilisation de stimulus bien définis : partenaire sexuel et plante-hôte qui nous a permis, grâce à des pièges horaires appropriés, d'en préciser les moments consacrés aux comportements liés à la reproduction.

⁽¹⁾ Laboratoire I. N. R. A. de Physiologie acoustique, Jouy-en-Josas.

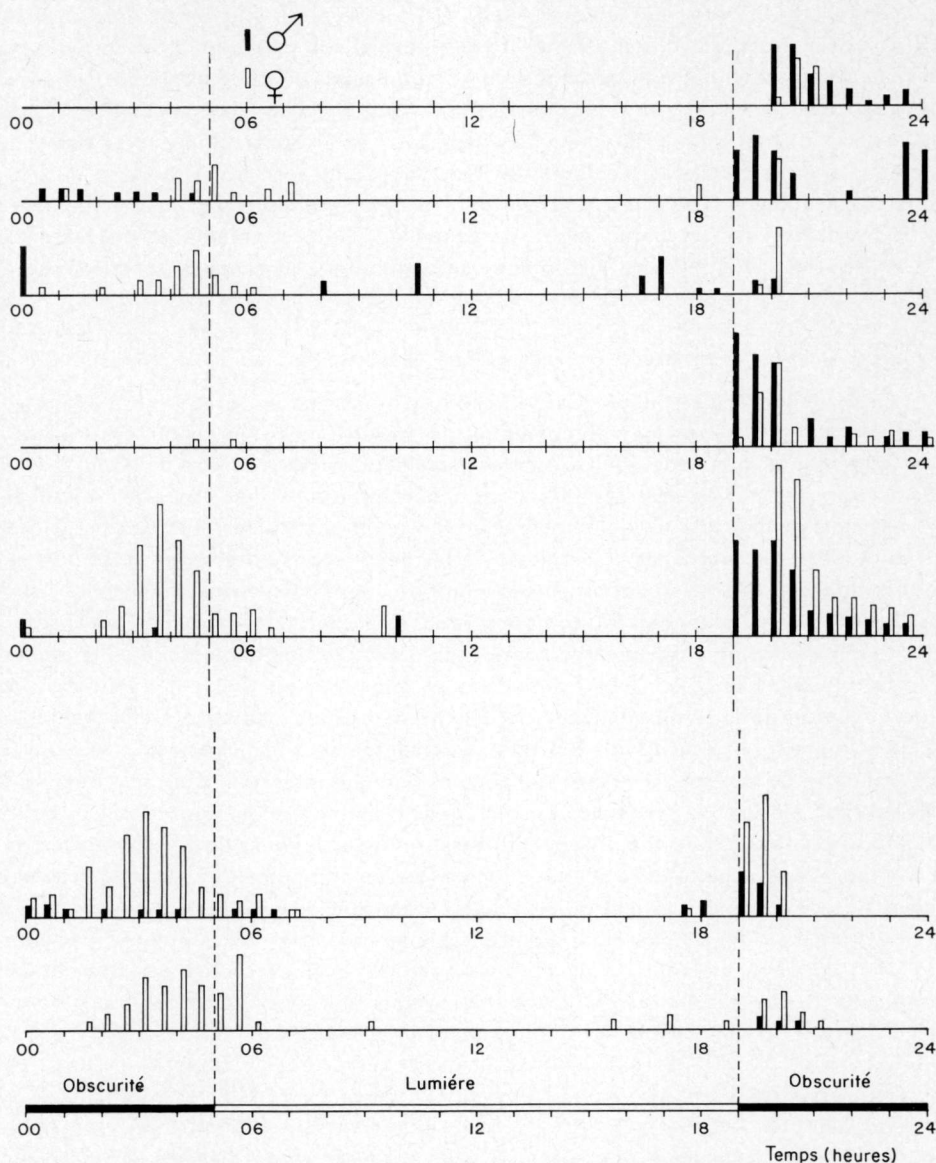


FIG. 1. — *Activité globale de la Teigne du Poireau (A. assectella Z.) durant 7 jours consécutifs, enregistrée à l'aide de l'actographe acoustique (en trait plein les mâles, en creux les femelles). La hauteur des bâtonnets est proportionnelle à l'activité des insectes.*

2. Importance des activités liées à la reproduction

2.1 *Activité sexuelle*

Le piège sexuel horaire.

Le piège sexuel horaire utilisé dérive de celui décrit par Götz en 1949. Il est fondé sur la rotation d'un disque englué autour de son axe à raison d'un tour en 24 heures.

Cet appareil, décrit par ailleurs (Rahn, 1975), présente une très grande rusticité qui, vu son mode d'entraînement mécanique, permet son utilisation dans les cultures les plus isolées ainsi que son adaptation à de nombreux microlépidoptères. Cet enregistreur fonctionne de manière continue alors que d'autres au contraire sont mûs par à-coup à intervalles réguliers. Par exemple, l'étude des rythmes d'éclosion de *Ceratitis capitata* et celle de l'activité des Noctuelles ont permis à Causse la mise au point d'un ingénieux dispositif pouvant fournir des résultats couvrant des périodes de 15 à 30 minutes (communication personnelle). Dans le même ordre d'idées, J.-Cl. Robert (1973) décrit un piège entomologique lumineux, directionnel et automatique encore plus élaboré.

Premières données relatives à l'activité sexuelle observée dans les populations naturelles

Le piégeage a été réalisé dans les champs de poireaux de la région rennaise. L'activité sexuelle s'exprime rapidement et de manière massive le soir dès les deux premières heures d'activité pour présenter ensuite un niveau moindre pouvant couvrir une ou deux heures. Les vols des différentes générations ont donné lieu à des sondages. Les résultats ponctuels ainsi obtenus révèlent un point particulier : l'horaire d'activité sexuelle d'*A. assectella* Z. est variable selon les générations observées, présentant un net décalage du début vers le milieu de la nuit au cours des vols des générations successives. Ce comportement est comparable à celui décrit chez *Sitona cylindricollis* (Col. Curculionidae) lors d'une étude considérant l'évolution phénologique de la plante-hôte au cours de la saison culturale (Hans et Thorsteinson, 1961). L'explication de cette variation dans le moment de son activité ne semble pas devoir être liée à un facteur propre à l'insecte dont le patrimoine génétique ne saurait varier d'une génération à l'autre. Le facteur « lumière » ne doit pas non plus intervenir dans ces conditions. En effet, par mesure de prudence ces sondages préliminaires ont été réalisés au cours de nuits sans lune. Pourtant il apparaît que le risque d'inhibition du comportement sexuel par l'éclairage lunaire semble minime. Si l'on compare les niveaux de capture obtenus au cours de dix années de piégeage à Rennes avec les phases lunaires, il n'est pas possible d'établir de corrélation entre la pleine lune et un abaissement du nombre de mâles capturés. Le vol d'août, qui permet le plus grand nombre de captures, est significatif à ce sujet. Sur ces dix vols de deuxième génération, trois n'ont pas donné lieu à capture la nuit de pleine lune, on a vu une légère diminution centrée sur ce moment et six n'ont subi aucune modification. Le facteur « température » restant susceptible d'intervenir, son incidence a été examinée.

Examen du rôle de la température sur l'activité sexuelle par la méthode des lâchers et recaptures.

Lâchers d'insectes n'ayant pas subi de conditions thermiques particulières.

Une première série de lâchers et recaptures a été effectuée dans des cages de tulle de $2 \times 2 \times 2$ mètres placées dans les cultures de poireaux. Les insectes libérés provenaient de l'élevage du laboratoire mené sur plante-hôte, à 18 °C et sous photopériode longue afin d'éviter l'induction d'une diapause se traduisant par une incapacité à l'accouplement (Rahn, 1970).

Les mâles étaient lâchés à 17 heures 30, après la mise en place des femelles vierges âgées de 2 à 3 jours dans les pièges, c'est-à-dire au cours de la photophase natu-

relle. Ces lâchers ont été répétés en avril, juin et septembre afin d'opérer sous des conditions très variées de température.

Résultats.

L'examen de la répartition des captures permet de mettre différentes particularités biologiques en évidence (fig. 2).

— Le niveau bas du seuil thermique d'activité sexuelle. Celle-ci peut se manifester entre 10 °C et 12 °C.

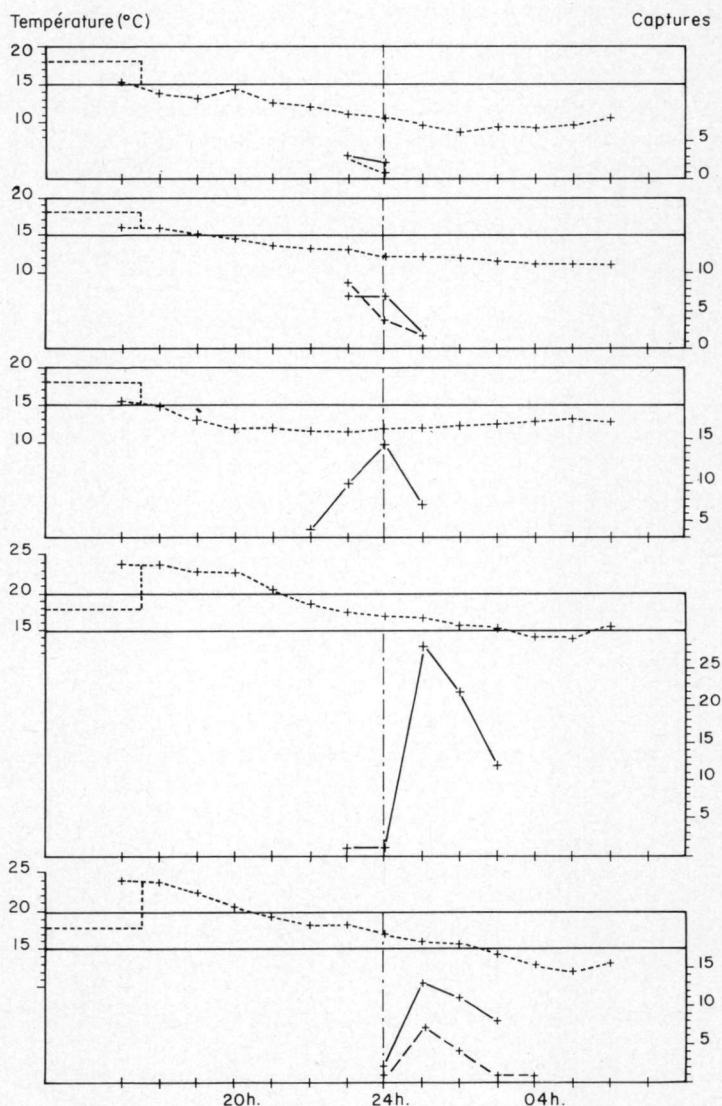


FIG. 2. — Expérience de lâchers et recaptures au piège horaire. Influence de la température sur le moment de l'activité sexuelle chez *A. assectella* Z.

— La variabilité du moment des vols de quête sexuelle d'individus de même origine et élevés sous des conditions identiques. La distribution dans le temps des individus actifs peut se traduire par des « pics » de capture précoces ou tardifs mais toujours situés dans la phase obscure du nycthémère.

— Les vols se traduisant par un maximum de captures avant minuit correspondent à des températures nocturnes minimales descendant à 10 °C, les minima au moment des vols se situant entre 13 °C et 10 °C avec une chute de température de 1 °C à 2,5 °C durant l'activité. Pour ces vols précoces les maxima du jour précédent se répartissaient entre 17,3 °C et 23,7 °C.

— Les vols présentant la totalité ou la grande majorité des captures au-delà de minuit coïncident avec des températures nocturnes minimales de 16,6 °C à 13 °C. La chute de température durant un vol peut couvrir de 1 à 3,9 °C, les minima des températures durant le vol étant de 13 °C. Lors de ces manifestations tardives de l'activité sexuelle les températures du début du vol sont toujours nettement plus élevées que précédemment, atteignant au minimum 17 °C pour une température maximale diurne de 24,2 °C à 26,7 °C.

Lâchers d'insectes soumis à un traitement thermique préalable.

Lors d'expériences complémentaires, les lots des insectes adultes ont été maintenus avant le lâcher à des températures différentes de celles de l'élevage initial.

Essai n° 1. — Depuis leur récolte effectuée au laboratoire entre 17 heures 30 et 18 heures jusqu'au lendemain à 17 heures, deux lots d'insectes identiques ont été maintenus à 12 °C. Le lâcher est intervenu à une température extérieure de 22 °C. L'évolution des températures au cours de la nuit (supérieure à 16 °C à minuit) permettait d'attendre une activité centrée au-delà de minuit selon des données énoncées plus haut. En fait, l'activité des insectes se manifeste pour les deux lots entre 22 et 23 heures.

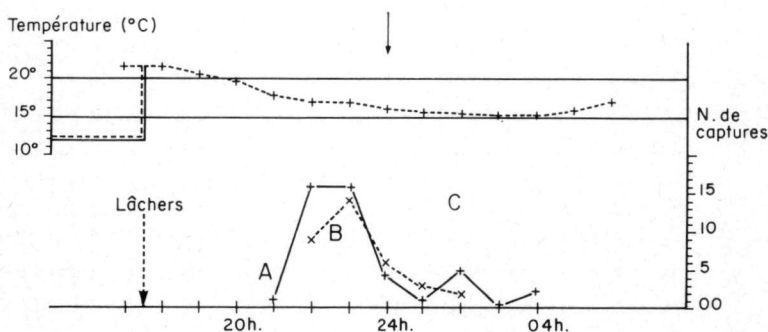


FIG. 3. — Recaptures d'insectes maintenus artificiellement à 12 °C depuis la veille au soir (19 h) jusqu'au lâcher.

A et B : Reprises dans 2 pièges différents,

+ — + conditions artificielles de température (laboratoire),

+ - - - + températures extérieures (2 m sous abri),

C : Moment présumé en fonction des seules conditions thermiques de la nuit.

Essai n° 2. — Dès le prélèvement les *A. assectella* sont distribués en deux lots. Les insectes du lot A sont maintenus à 15 °C, ceux du lot B à 22 °C. Ce traitement thermique est maintenu jusqu'au lâcher. Libérés à la même heure les insectes de A sont actifs à 24 heures, ceux de B à 4 heures.

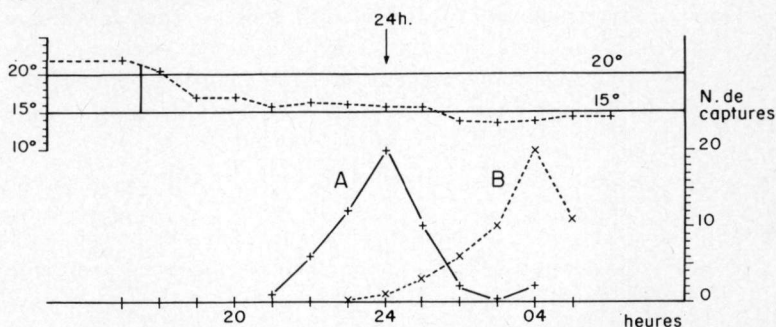


FIG. 4. — Lâchers simultanés d'insectes de même origine maintenus à des températures différentes de 8 h à 17 h 30 le jour du lâcher.

+ —+ A : Insectes maintenus à 15 °C avant le lâcher
 + - - - + B : Insectes maintenus à 22 °C avant le lâcher

Conclusion.

Le comportement des insectes, traduit par les courbes de captures des figures 3 et 4, fait apparaître que les conditions thermiques du moment ne peuvent expliquer à elles seules les décalages horaires observés. Il s'avère nécessaire de considérer en plus les conditions antérieures subies. La quantité de chaleur reçue par l'insecte peut être exprimée en « degrés-heures » par analogie aux « degrés-jours » utilisés pour les prognoses, les avertissements agricoles ou encore dans le calcul de la constante thermique du développement des animaux poïkilothermes. Ce nombre de « degrés-heures » est obtenu en additionnant toutes les heures les températures auxquelles les insectes se trouvent soumis. Le moment origine à considérer est celui où les insectes cessent de recevoir des conditions uniformes car à ce moment le crédit thermique est le même pour tous. Le moment d'arrêt du cumul des températures est plus délicat à définir. Nous avons retenu 21 heures car il ne semble pas concevable de considérer la quantité de chaleur reçue par l'insecte jusqu'au moment même de son activité. En effet, dans ces conditions, plus un vol serait tardif, plus grand serait le nombre de tranches horaires de températures considérées, d'où un capital-degrés très fort mais sans valeur explicative.

Il apparaît alors (fig. 2, Exp. 1 et 2) que si une quantité de chaleur faible (208 °C à 214 °C/heure) durant le temps de lumière précède un choc thermique de valeur négative (— 2 °C à — 3,10 °C) lors du lâcher — valeur négative traduisant une température extérieure inférieure aux conditions expérimentales — le maximum d'activité est centré sur 23 heures.

Au contraire (fig. 2, Exp. 4 et 5), si la quantité de chaleur reçue à ce moment est élevée (238 °C à 245 °C/heure) après un choc thermique de valeur positive (5 °C à 6 °C) — températures extérieures supérieures aux conditions expérimentales — il apparaît un fort retard dans la manifestation du comportement de parade sexuelle centrée sur 1 heure.

Dans l'expérience mettant en jeu des températures différentes (fig. 4), le maximum d'activité s'est manifesté à 24 heures pour les insectes du lot A qui ont reçu 260 °C/heure et un choc thermique de + 6,9 °C et à 4 heures pour ceux du lot B qui en avaient subi un total de 408,7 après un choc thermique de — 0,9 °C.

Ces éléments permettent de conclure que le sens du choc thermique n'a pas d'importance sur le moment de l'activité. C'est la quantité totale de chaleur reçue qui reste la cause principale du décalage horaire du comportement de cour.

2.2 L'activité de ponte

L'enregistreur de ponte.

L'appareil utilisé permet le défilement continu de feuilles de poireau au fond de la cage des géniteurs. Décrit par ailleurs (Rahn, 1975), il fonctionne aussi bien dans les cultures qu'au laboratoire mais avec un lot de femelles et non avec des individus isolés comme dans le cas de l'oviposimètre décrit par Stockel et Turtaut (1972). Il ne peut cependant considérer que la ponte d'insectes captifs. Il est en effet impensable de rechercher un résultat à l'extérieur en laissant la fraction de feuille du piège en compétition avec les feuilles de la culture dans le but d'y recueillir des œufs de la population de Teignes en place. Le décompte des œufs effectué sur un même lot durant cinq jours consécutifs permet plusieurs conclusions :

1° au cours du nyctémère la ponte, dès le premier jour, est possible, durant une période beaucoup plus prolongée que celle de l'activité de pariage ;

2° elle est possible, quoiqu'à un niveau moindre, durant les heures de la phase claire ;

3° le nombre des œufs déposés est beaucoup plus élevé au cours des quatre premières heures de la phase obscure, présente un fléchissement au milieu de la nuit pour se poursuivre avec une certaine intensité dans la seconde moitié de la nuit.

4° l'activité d'un lot est comparable au cours des cinq premiers jours.

3. Discussion

L'activité sexuelle d'*A. assectella* Z. est nettement sous la dominance du facteur « lumière ». L'action de ce facteur est connue chez de nombreuses espèces d'insectes. Lewis et Taylor (1965) l'ont décrite à la suite du dépouillement de captures au piège lumineux. Elle a été particulièrement étudiée par Causse et Féron (1967) chez les Diptères Trypétides et par Calkiws et Manglitz (1968) chez les Coléoptères. Thibout a montré en laboratoire son incidence sur le mécanisme endogène propre à *A. assectella* Z. Nos expériences de lâchers et recaptures confirment que la lumière solaire, dans les conditions naturelles extérieures est totalement inhibitrice du comportement de pariage sexuelle alors que celle d'origine lunaire, de nature et d'intensité différentes, n'a qu'une importance bien moindre. Dans ce dernier cas, il est probable que le critère « lumière » ne soit pas le seul à retenir, mais la combinaison de différents facteurs : diminution de l'intensité lumineuse, augmentation de l'hygrométrie et chute de température. Il a en effet été possible de provoquer en laboratoire la manifestation du comportement de pariage sexuelle d'*A. assectella* Z. sous lumière constante par un abaissement de température de 12 °C (Thibout, 1974). Grâce à un

abaissement brutal de température nous avons également pu obtenir 90 p. 100 de fécondation dans un lot d'insectes isolés par couple et qui, à l'origine, refusaient tout accouplement.

Les résultats obtenus au sein de populations naturelles puis ceux acquis lors d'expériences de lâchers et recaptures montrent que l'expression de l'activité sexuelle dans le nycthémère — émission de phéromones sexuelles par les femelles et réponse des mâles — est directement liée aux conditions thermiques nocturnes. Mais ce ne sont pas les seules conditions du moment du vol qui interviennent. En effet certains décalages vers une activité précoce ou retardée peuvent s'expliquer par les conditions thermiques du jour écoulé. Ainsi les insectes ajustent le moment de leur activité à l'ensemble des informations thermiques perçues aussi bien lors de la photophase où ils restent au repos que lors de la scotophase où ils s'activent normalement.

Cette adaptation immédiate aux conditions thermiques du moment et à celles justes antérieures est à rapprocher de celle observée lors de l'envol des Criquets dont le seuil thermique de déclenchement se trouve modifié par la température de la veille. Une relation comparable a pu être établie chez *Blatta orientalis*, *Cimex lectularius*, *Rhodnius prolixus* et *Lucila serricata* dont le seuil thermique d'activité varie avec les conditions préalables de température (Mellanby, 1939).

Cette modulation directe, liée aux conditions du moment, peut s'inscrire dans une action plus large de la température saisonnière comme chez les Sitones où Hans et Thorsteinson (1961) expérimentant sur la localisation dans un gradient de températures, trouvent des valeurs nettement différentes selon le mois de capture des insectes dans les cultures.

Dans le cas d'*A. assectella* Z., le moment du vol n'est pas limité à la seule période comprise entre une heure après le coucher du soleil et minuit comme Lewis et Taylor (1964) le définissent dans le cas général des *Plutellidae* car une température élevée peut considérablement retarder l'activité de ces insectes. Les modifications observées restent cependant limitées à la phase obscure et ceci même si les fluctuations naturelles de température sont fortes d'une année à l'autre. Nous n'avons jamais pu observer chez *A. assectella* une activité diurne telle que celle décrite chez *Sitona cylindricollis* (Col. Curculionidae), insecte nocturne qui, sous certaines conditions thermiques, peut changer son photopériodisme (Hans et Thorsteinson, 1961).

Il apparaît aussi que l'activité de ponte présente une physionomie comparable à celle de l'activité globale. La lumière du jour inhibe beaucoup plus fortement le comportement de parade sexuelle que celui de ponte.

Reçu pour publication en août 1976.

Summary

Variation of the time of sexual activity of A. assectella during the night in relation with temperature

Copulation rhythms issued from the activity of virgin females of *A. assectella* (Lepidoptera, *Plutellidae*) kept in a small well ventilated box and attracting males on a sticky trap rotating through a motor clock have been studied.

Relations have been demonstrated between temperature and time of sexual activity in the night. Not only during the scotophase, but also during the photophase is the temperature influencing the time of sexual flight.

Release and recapture experiments with males kept at various temperatures have showed that the time of sexual activity during the night occurs later when high temperature are used and earlier in the opposite case. This fact can explain the variations of sexual activity observed in cultures of leeks during the succeeding generations of *A. assectella*.

Références bibliographiques

- CALKINS C. D., MANGLITZ G. R., 1968. Seasonal changes in daily activity periods of the sweet clover Weevil. *J. Econ. Entomol.*, **61**, 2, 391-394.
- CAUSSE R., FERON M., 1967. Influence du rythme photopériodique sur l'activité sexuelle de la Mouche méditerranéenne des fruits : *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera Trypetidae). *Ann. Ephyties*, **18**, 2, 175-192.
- GÖTZ, 1949. Der Einfluss von Tageszeit und Witterung auf Aüschlüpfen, Begattung und Eiablage des Springwürmwicklers *Sparganothis pilleriana* Schiff. *Z. Ang. Ent.*, **31**, 2, 261-274.
- HANS H., THORSTEINSON A. J., 1961. The influence of physical factors and host plant odour on the induction and termination of dispersal flights in *Sitona cylindricollis* Famr. *Ent. Exp. Appl.*, **4**, 165-177.
- LEWIS T., TAYLOR L. R., 1964. Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **116**, 15, 393-476.
- MELLANBY K., 1939. Low temperature and insect activity. *Proc. Roy. Soc. London*, B, **127**, 473-487.
- PRISTAVKO V. P., ERITSYAN Dzh. A., 1974. Diurnal flight activity of Turnip Moth and other noctuids and effects of air temperature on it. *Sov. J. Ecol.*, **5**, 5, 465-467.
- RAHN R., 1970. Rôle de la photopériode sur l'activité de reproduction de la dernière génération d'*Acrolepia assectella* Zeller (Lepidoptera, Plutellidae) dans l'ouest de la France. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 12, 2630-2636.
- RAHN R., BRUNEL E., 1971. Quelques données sur les rythmes journaliers d'activité chez *Acrolepia assectella* Z. (Lepidoptera, Plutellidae). *Bull. Soc. Zool. France*, **96**, 3, 366-367.
- RAHN R., 1975. Utilisation d'un piège horaire pour l'étude des rythmes d'activité de période sexuelle et de ponte chez *A. assectella* Z. (Lepidoptera, Plutellidae). *Sci. Agro. Rennes*, 133-137.
- ROBERT J. Cl., 1973. Description d'un piège entomologique lumineux directionnel et automatique. *Bull. Ecol.*, **4**, 3, 215-223.
- STOCKEL J., TURTAUT, P., 1972. Utilisation d'un « oviposimètre » pour l'étude du rythme de *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera Gelechiidae). *Rev. Comp. Anim.*, **6**, 59-66.
- THIBOUT E., 1972. Etude du comportement de pariage d'*Acrolepia assectella* Zell. (Lepidoptera, Plutellidae). *Rev. Comp. Anim.*, **6**, 157-164.
- THIBOUT E., 1974. Effects of light factors and temperature on sexual activity and its rhythmicity in the leek moth, *Acrolepia assectella* Z. (Lepidoptera, Plutellidae). *J. Interdiscipl. cycle Res.*, **5**, 3-4, 381-390.
- THIBOUT E., 1976. Mise en évidence du rythme circadien de réponse des mâles d'*Acrolepiopsis* (*Acrolepia*) *assectella* Zell. (Lepidoptera) aux phéromones de leurs femelles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **282**, sér. D, 1371-1374.
- TURPIN P., 1971. Etude, réalisation et mise en œuvre en biologie d'un actographe quantitatif. Thèse, diplôme de l'Ecole pratique des Hautes Etudes, 29-6-1971. Min. Ed. Nle Paris.

**Etude biologique et écologique de la Cochenille
du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*,
Ducasse, 1942 (*Coccoidea*, *Margarodidae*, *Xylococcinae*)
dans le Sud-Est de la France**

I. — Biologie générale et Phénologie

J. RIOM * ET B. GERBINOT

avec la collaboration technique de M. BABAUT, J. J. FOING et P. MENASSIEU *
Station de Recherches Forestières, I.N.R.A., Centre de Recherches d'Avignon, 84000 Avignon

Résumé

M. feytaudi, agent primaire du « dépérissement » de *Pinus pinaster* Ait. dans le Sud-Est de la France est endémique dans la plus grande partie des peuplements de Pin maritime d'Europe et d'Afrique. Sa répartition géographique et sa spécificité botanique sont étudiées : la cochenille peut vivre sur toutes les provenances de *P. pinaster* Ait. mais ne peut accomplir son cycle sur *P. sylvestris* L., *P. halepensis* Mill., *P. pinea* L., *P. nigra* Arn.

La phénologie de l'espèce, sexuée et monovoltine, a été suivie de 1966 à 1974 dans une dizaine de stations de la région des Maures-Estérel : pour chaque stade les variations dans l'espace et dans le temps sont estimées.

Les dates moyennes des sorties (point 50 p. 100) sont relativement constantes dans le temps : en général l'écart entre stations une année donnée est supérieure à l'écart entre la moyenne des stations d'une année sur l'autre.

Les larves mobiles de premier âge apparaissent en avril-mai (point 50 p. 100 des sorties fin avril) et sont étalées sur 30 à 35 jours dans la même station ; au cours du mois de septembre les larves passent au stade L2 apode. Les pronymphes mobiles (lignée mâle) apparaissent fin décembre et courant janvier (point 50 p. 100 vers le 10 janvier). Les mâles et femelles apparaissent en février-mars (point 50 p. cent sur 5 ans : le 2 mars $\pm$ 4 jours) ; l'écart entre stations pour une même année est de 30 à 40 jours.

Dans certaines conditions de microclimat un décalage entre la sortie des mâles et des femelles peut se manifester : le taux des sexes en présence varie considérablement d'un jour à l'autre.

Introduction

Le dépérissement du Pin maritime dans le Sud-Est de la France

Le phénomène désigné sous l'appellation de « dépérissement du Pin maritime dans le Sud-Est » se rapporte à des mortalités de peuplements détectées officiellement en 1956-1957 et signalées par Veyret et Chararas en 1961.

* Adresse actuelle : Laboratoire de Sylviculture et d'Ecologie de la Pinède Landaise, I.N.R.A. Pierroton, 33610 Cestas.

Les nombreuses publications concernant ce phénomène se divisent en deux catégories :

- celles antérieures à la découverte de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi* Duc. : Veyret (1961), Chararas (1962 et 1964), Herve (1962) ;
- celles postérieures à sa découverte par Joly (1963) : Dugelay (1963), Herve (1965), Blanck (1966 et 1969), Schvester (1967 et 1970), Carle (1968a, 1968b, 1968c, 1971 et 1973), Riom et al. (1971).

Les premières constatent les dégâts des coléoptères xylophages (*Blastophagus destruens* Woll., *Pissodes notatus* F., *Orthotomicus erosus* Woll., *Crioccephalus syriacus* Reit...) et attribuent surtout leurs pullulations aux conséquences des froids du printemps 1956 et à l'inadaptation du Pin maritime dans les Maures. Ces deux hypothèses pouvant se rejoindre car cette « inadaptation » peut résulter d'une sensibilité au froid (Bouvarel, 1960).

Les publications postérieures à la découverte de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* Duc., soit admettent qu'elle peut jouer un rôle, soit lui attribuent le rôle principal. Blanck (1966) et Schvester (1967) en ont les premiers apporté la démonstration ; Carle (1968 et 1971) en analysant de plus près les mécanismes des dépérissements arrive à la même conclusion.

Actuellement on peut estimer qu'une quasi-unanimité s'est faite sur l'historique des mécanismes ayant conduit à la destruction des 100 000 hectares de Pin maritime du Sud-Est méditerranéen :

Une introduction accidentelle de la cochenille Matsucoccus feytaudi Duc. accompagnée d'une pullulation et d'une colonisation progressive des peuplements a provoqué un « affaiblissement » des arbres et a conduit à leur destruction par les coléoptères xylophages.

L'étude de l'extension de la cochenille (Schvester, Carle, Riom, 1970) montre qu'à partir des deux foyers de Saint-Tropez et du Lavandou signalés en 1957, elle a colonisé la quasi-totalité des peuplements de Pin maritime des Maures et de l'Estérel. La cartographie de sa progression et les résultats d'infestations artificielles dans des peuplements où elle n'existait pas prouvent son introduction accidentelle dans la région à une date qu'il est difficile de préciser (1940-1945 ?).

Tous les peuplements quelles que soient les conditions édaphiques, écoclimatologiques, sylvoicoles... ont été touchés. Les quelques différences constatées dans les taux de survie des peuplements forestiers ne sont pas suffisantes pour assurer que le phénomène général de dépérissement a été fondamentalement différent d'une station à l'autre.

En effet, le résultat de l'attaque d'un peuplement forestier par *M. feytaudi* dépend de trois groupes de facteurs complexes :

— le niveau de population de la cochenille, fonction de l'ancienneté de la population, du rôle des prédateurs, du milieu, de la fissuration des écorces (elle-même sous la dépendance du « milieu »)...,

— la population de coléoptères xylophages, dépendante des conditions de l'attaque de *M. feytaudi*, de la dynamique propre des xylophages, de la dynamique de leurs parasites...,

— la réaction du Pin maritime à l'attaque de *M. feytaudi* et des coléoptères xylophages fonction des conditions de milieu, du génotype du végétal...

La succession de ces trois éléments provoque la disparition du peuplement, au sens forestier, mais selon les cas maintient un taux de survie des arbres plus ou moins important. L'analyse du taux de survie, intéressante par elle-même, est souvent ininterprétable car un seul des trois groupes de facteurs peut être suffisant pour modifier le résultat d'une attaque et une analyse *a posteriori* du facteur en cause est pratiquement impossible. Des concordances stations-taux de mortalité autorisent des hypothèses et non des conclusions explicatives.

Cette publication analyse la biologie, l'écologie et la dynamique des populations de *M. feytaudi* dans les Maures et l'Estérel, indépendamment de l'action des xylophages secondaires étudiés par Chararas (1962 et 1964) et Carle (1968a, 1968b, 1971 et 1973). Le caractère de « ravageur primaire » de la cochenille, déjà démontré par plusieurs auteurs (Blanck, 1966 ; Schvester, 1967 ; Carle, 1968, 1971 et 1973) justifie une étude en ce sens car tout facteur agissant sur le niveau des populations de *M. feytaudi* à l'échelle de la région ou de la station modifie l'équilibre des peuplements forestiers et par la même leur taux de survie.

Une publication ultérieure étudiera les facteurs de régulation des populations dans les régions de France où l'insecte est endémique et s'attachera à l'analyse de la pérennité de ces facteurs, en vue de déterminer les « risques » de pullulations de la cochenille.

L'importance économique de *M. feytaudi* n'est pas négligeable si on ne tient compte que de son impact sur la forêt des Maures et de l'Estérel. Outre le danger potentiel que la cochenille représente il n'est pas exclu que par le passé elle ait pu provoquer des dégâts importants comme le souligne Joly (1963). Nous avons pu constater des populations alarmantes en Vendée et en Espagne (en Galicie en 1966, dans la Sierra de Guadarama en 1966-1967) ; il se peut que des « attaques discrètes » cumulées sur plusieurs années puissent avoir un effet sur la production de massifs forestiers importants, et cela sans provoquer obligatoirement des mortalités ou des dégâts visibles.

1. Historique de l'espèce

Matsucoccus feytaudi Duc., a été pour la première fois signalé sous le nom de *Matsucoccus matsumurae* Kuwana par Ducasse en 1938, à partir d'échantillons récoltés sur *Pinus pinaster* dans le Sud-Ouest de la France (à Dax en 1935, à l'Etang de Léon, au Bouscat à l'Alouette et à Andernos en 1938).

Cette première citation pour la France d'un représentant du genre *Matsucoccus* fut reprise par Feytaud en 1938, toujours sous le nom de *Matsucoccus matsumurae* Kuwana ; ce n'est qu'en 1942 que l'entité de l'espèce est reconnue et qu'elle prend son nom définitif de *Matsucoccus feytaudi* Duc., 1942 (Ducasse, 1942). Depuis elle a été découverte également dans le Sud-Est de la France par Donskoff et Joly en 1961 (Joly, 1963) à l'occasion d'observations sur le phénomène du dépérissement du Pin maritime, et par Riom *et al.* dans de nombreuses stations en Espagne, au Portugal et au Maroc.

Le genre *Matsucoccus* comprend actuellement 23 espèces toutes inféodées au genre botanique *Pinus*. Duda, 1961 a donné une liste des espèces de *Matsucoccus* et de leurs plantes-hôtes ; récemment Rieux (1975) a fait le point sur toutes les espèces connues et leurs plantes-hôtes.

Le genre *Matsucoccus* établi en 1909 par Cockerell se rapporte à l'espèce décrite sous le nom de *Xylococcus matsumurae* par Kuwana en 1905 et 1907. Morrison (1928) dans sa révision de la famille des *Margarodidae* place le genre *Matsucoccus* dans la sous-famille des *Xylococcini* Morrison, 1927.

Si la loi d'antériorité était respectée, il semble que *Matsucoccus* devrait prendre le nom d'*Acreagris* Kock et Berendt ; ces auteurs ayant en 1845 décrit le genre à partir d'échantillons d'ambre de la Baltique provenant de *Pinus succinifera*. La femelle a été décrite sous le nom d'*A. crenata*, Koch et Berendt, 1845 et le mâle sous celui de *Monophlebus pinnatus* Germar et Berendt, 1856.

Depuis le début du siècle plusieurs espèces de *Matsucoccus* ont commis des dégâts importants, ce qui explique les nombreuses études consacrées à ce genre et la découverte de plus de 20 espèces nouvelles.

Matsucoccus feytaudi est un insecte des troncs : ses larves vivent dans les anfractuosités de l'écorce, leurs stylets enfoncés dans les tissus sous-corticaux ; il peut aussi vivre dans les fissures des grosses branches, dans les gaines des pseudophylles et sur les pousses.

2. Répartition géographique

Avant nos prospections systématiques dans de nombreuses zones de l'aire du Pin maritime, *M. feytaudi* n'était connu que du Sud-Ouest (Ducasse, 1942) et du Sud-Est de la France (Joly, 1963).

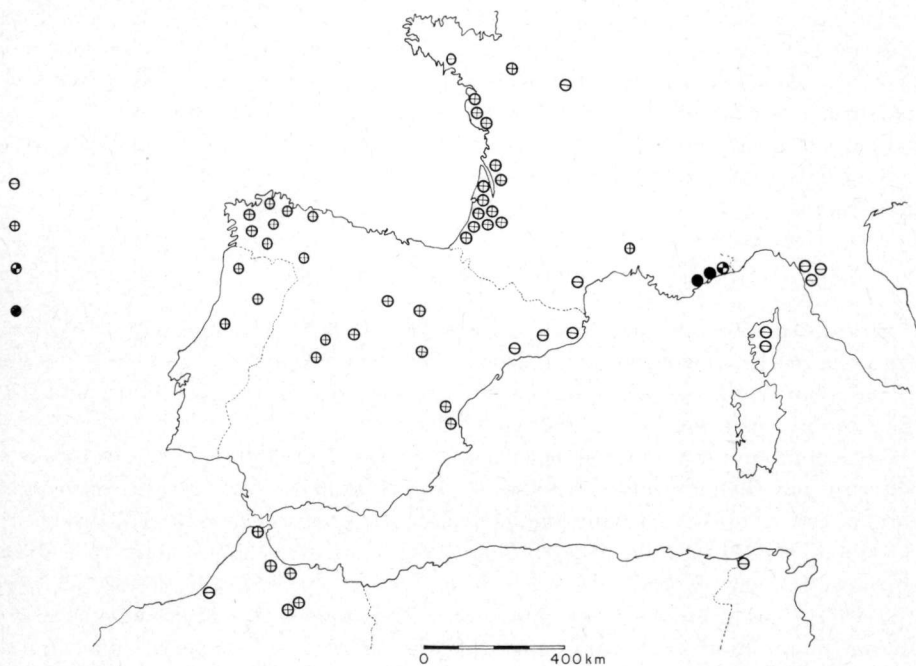


FIG. 1. — Répartition géographique de *Matsucoccus feytaudi* Duc. en Europe et en Afrique.

- | | |
|------------------------------|--|
| ○ absence | ⊕ pullulation et peuplements en cours de destruction |
| ⊗ présence
état endémique | ● peuplements anéantis |

Riom, Gerbinot, Boulbria et J. P. Fabre (1971) ont donné une carte approximative de sa répartition. De nouvelles prospections effectuées depuis, particulièrement au Maroc et en Espagne, permettent de mieux établir la cartographie de l'espèce. Elles montrent que son extension est encore plus importante que ne l'indiquait la carte de 1971.

Le choix des peuplements espagnols à visiter a été décidé en tenant compte de la cartographie des stations définie par A. Nicolas et J. M. Gandullo (1967) et effectué en collaboration avec MM. Cadahia et Montoya, du « Servicio de Plagas forestales » qui ont donné à la suite de la première prospection des renseignements sur la biologie de la cochenille (D. Cadahia et R. Montoya, 1967). Pour les peuplements marocains la notice explicative (section VI, Biogéographie) de A. Metro (1958) et la carte n° 19a « Forêts » de l'atlas du Maroc par A. André, F. Joly et A. Metro (1957) ont servi de base aux prospections.

La cartographie de l'espèce permet de classer les peuplements de Pin maritime en 3 catégories basées sur les populations de la cochenille :

- *Absence de M. feytaudi* : c'est le cas, en France, de la Bretagne et de la Corse et à l'étranger de la Tunisie, de l'Italie et de quelques peuplements artificiels du Maroc (Forêt de la Mamora en particulier), de l'Espagne (sur la côte Est et aux Iles Canaries par exemple). Il est évidemment impossible d'examiner tous les arbres d'un peuplement pour déterminer s'il y a ou non quelques individus de *M. feytaudi*. Le terme « absence » indique seulement que l'espèce n'a pas été détectée sur les arbres examinés, donc qu'elle n'est pas endémique dans le peuplement ; en particulier, il n'exclut pas qu'une implantation récente soit en cours de développement.

- *Présence de M. feytaudi à l'état endémique* : C'est le cas de la grande majorité des peuplements d'Europe et d'Afrique. Riom *et al.* (1971) ont montré que la répartition de *M. feytaudi* à l'état endémique se caractérise par une large distribution dans le peuplement : tous les arbres de classes d'âge allant de 5 ans à plus de cent ans hébergent, sauf quelques rares exceptions, l'espèce a des densités en général faibles ; une prospection basée sur l'examen de quelques centimètres carrés de fond de fissures permet de rencontrer la cochenille, ou les dépouilles de la génération précédente. On peut estimer que l'examen de 5 à 10 arbres est largement suffisant pour qu'un observateur expérimenté détecte une population de *M. feytaudi* endémique, même de faible ou très faible niveau.

- *Pullulations de M. feytaudi*. La prospection dans la grande majorité des peuplements de Pin maritime d'Europe et d'Afrique, indique qu'actuellement les seuls dégâts importants caractéristiques et attribuables sûrement à l'espèce ont lieu dans le Sud-Est de la France et plus particulièrement dans les peuplements des Maures et de l'Estérel ; l'observation démontre que la pullulation est consécutive à une introduction récente.

Ce danger d'introduction accidentelle est possible pour les peuplements les plus à l'Est de l'Europe et de l'Afrique, c'est-à-dire pour la Corse en France et pour la totalité des peuplements d'Italie, de Tunisie et d'Algérie. Il est curieux de constater que *M. feytaudi*, qui semble être un insecte caractéristique des peuplements naturels de Pin maritime (1) est absent de ces régions.

(1) Dans les forêts naturelles de Pin maritime très isolées, comme celles de Tamjoute, de Tamtroucht dans le moyen Atlas marocain *M. feytaudi* est endémique. Cet isolement géographique très marqué laisse supposer une introduction très ancienne.

La superposition de l'aire de l'insecte et de l'aire du Pin maritime est parfaite en longitude, mais par contre n'existe pas pour les latitudes les plus orientales ; ceci pourrait apporter un argument biologique important pour ceux estimant le Pin maritime d'installation récente dans le Sud-Est de la France, car dans cette région l'aire du végétal et l'aire de l'insecte ne se superposent pas.

3. Spécificité botanique

Certaines espèces de *Matsucoccus* peuvent vivre sur plusieurs espèces de *Pinus*, en général taxinomiquement voisines. Rieux (1975) a montré que la polyphagie de certaines espèces est relative car limitée à ces groupes d'espèces botaniquement apparentées. Souvent une espèce de *Matsucoccus* est inféodée à une espèce de *Pinus* (par exemple *Matsucoccus denegeratus* Morr. sur *Pinus ponderosa*, *Matsucoccus eduli* Morr. sur *Pinus edulis*, *Matsucoccus macrocitrices* Richards sur *Pinus strobus*, *Matsucoccus josephi* Bud sur *Pinus halepensis*.

En ce qui concerne *M. feytaudi* deux types d'observations permettent d'affirmer qu'il est spécifique du Pin maritime dans le Sud-Est de la France :

— dans des peuplements mixtes de Pin maritime, Pin d'Alep, Pin pignon, Pin noir et Pin sylvestre, seul le Pin maritime est attaqué.

— des infestations artificielles de Pin d'Alep, de Pin pignon, de Pin sylvestre effectuées selon la technique décrite par Carle (1968) à partir de femelles récoltées dans les Maures sur Pin maritime montrent que les L1 de *M. feytaudi* se fixent ⁽¹⁾ sur ces diverses espèces de pins, survivent quelque temps mais meurent avant le passage au deuxième stade larvaire, indiquant ainsi que, parmi les espèces spontanées ou subspontanées, elles ne peuvent effectuer leur cycle biologique sur une autre espèce de Pin que le Pin maritime.

Une double question se pose quant à l'identité spécifique de *Matsucoccus feytaudi* et de *Pinus pinaster* Ait.

— *M. feytaudi* des Landes est-il la même espèce que celui rencontré dans les Maures ?

— *P. pinaster* des Landes est-il la même espèce botanique que le Pin maritime des Maures ?

3.1. Identité spécifique de *Matsucoccus feytaudi* Duc.

Une expérience d'infestations artificielles de Pins de l'Estérel avec des pontes provenant des Landes et de Vendée, pratiquée en 1968 permet une première analyse.

Des pontes récoltées au printemps 1968 au cours d'une campagne de piégeage dans les Landes (environ de Pierroton 33) et en Vendée (Saint-Jean-de-Monts) ont été transportées dans l'Estérel, près de la Maison Forestière de la Duchesse. Les pontes réparties par lots de 100 ont servi à infester individuellement des sujets de 18 à 20 centimètres de circonférence à 60-80 centimètres du sol. L'infestation est pratiquée le plus localement possible et selon une circonférence sur des sujets non encore attaqués naturellement. Dans le cas contraire la probabilité que l'infestation naturelle ait lieu

⁽¹⁾ Le critère de la fixation ne peut être pris en compte pour déterminer la spécificité car les larves de 1^{er} âge se fixent sur n'importe quel support, même inerte, leur offrant un abri et leur permettant d'enfoncer leurs stylets. Les modalités de la fixation seront analysées dans un prochain chapitre.

exactement à l'endroit où est effectuée l'infestation artificielle est très faible, et l'analyse fine permet d'éliminer facilement ces arbres.

Au début de l'année suivante (22/01/1969) les arbres sont coupés, débités en rondins de 20 centimètres de longueur numérotés + 20, + 40, etc. ou — 20, — 40, etc., selon qu'ils sont situés respectivement au-dessus ou au-dessous du point d'infestation ; ce dernier est numéroté 0. L'analyse sur chaque rondin, de la population de larves de deuxième âge de *Matsucoccus* permet de déterminer la réussite de l'infestation, et d'éliminer, comme cela a été dit précédemment, les arbres hébergeant une infestation naturelle antérieure à l'infestation artificielle.

Le tableau 1 montre les résultats de telles infestations ; la différence constatée entre les Landes et la Vendée s'explique par une moins bonne conservation des pontes originaires des Landes apparemment due au transport précédant l'expérimentation.

TABLEAU 1

Nombre de larves de 2^e âge de *M. Feytaudi* dénombrées sur 10 cm de rondin pris à divers niveaux à partir du point d'infestation (point 0). Pins maritimes de l'Estérel infestés avec des pontes originaires des Landes et de Vendée. Chaque colonne représente la moyenne de deux arbres

Niveau de l'échantillon	Origine des pontes	
	Landes nombre de L2	Vendée nombre de L2
+ 120	5	1
+ 100	2	2
+ 80	14	2
+ 60	37	37
+ 40	86	230
+ 20	95	292
0	520	983
— 20	153	97
— 40	0	0

Les nombres de larves indiqués dans le tableau ne représentent que la moitié des individus fixés qui ont réussi à passer au deuxième stade larvaire, car au moment de l'analyse (22/01/1969) la moitié de la population de *M. feytaudi* est sous forme de L2, l'autre moitié sous forme de nymphes dans les fissures des écorces ; il n'a pas été tenu compte de cette dernière tranche de population dans les relevés.

Au vu de ces résultats on peut estimer que les *Matsucoccus* vivant sur Pin maritime dans les Maures, les Landes et en Vendée se comportent de façon identique vis-à-vis du Pin maritime des Maures et de l'Estérel ; ils ont donc de fortes chances d'appartenir à la même espèce. Cette hypothèse est confirmée par le fait que la copulation est possible entre mâles landais et vendéens et femelles des Maures ; ces dernières donnent des pontes fertiles. La combinaison femelles landaises $\times$ mâles des Maures n'a pas été tentée. Une étude morphologique, basée sur le dénombrement des pores dorsaux de populations de femelles de diverses origines pourrait confirmer cette hypothèse mais non l'infirmer car la mise en évidence de morphotypes différents n'indiquerait pas obligatoirement qu'il existe plusieurs espèces. On peut penser qu'écologiquement les populations de *M. feytaudi* rencontrées dans l'aire du Pin maritime appartiennent toutes à la même espèce ou au même groupe d'espèces.

3.2. Identité spécifique de *Pinus pinaster*

La répartition de l'espèce dans les peuplements de Pin maritime d'Europe et d'Afrique pose le problème de l'identité spécifique de *Pinus pinaster* Ait., si l'on tient compte des travaux de Carrière (1867) créant un *Pinus hamiltonii*, de Huguet del Villar décrivant la variété algéro-tunisienne *Renoui*, de Fieschi (1932) et de Fieschi et Gausson (1932) différenciant un *Pinus mesogeensis* correspondant à la race des Maures et de l'Estérel déjà définie par Duff (1928).

Depuis les travaux de Renou en 1843, signalant déjà les différences dans le port des arbres, une certaine confusion règne dans la systématique de *Pinus pinaster* Ait. Par exemple Fieschi (1932) considérant les 3 races définies par Duff en 1928 (race atlantique, race de Corse, race des Maures et Estérel) a élevé ces races (espèces jordaniennes) au niveau d'espèces linnéennes. Sans vouloir prendre parti nous avons considéré que vis-à-vis de *M. feytaudi*, *Pinus pinaster* était une entité spécifique regroupant soit des espèces jordaniennes, soit des sous-espèces ou des races et avons surtout pris en compte la notion de provenance. Cette notion de provenance nous a paru le mieux convenir aux travaux écologiques concernant *M. feytaudi* ; elle désigne les populations locales, présentes dans les peuplements, sans préjuger de leurs caractéristiques ou de leur origine génétique.

Les observations effectuées dans la plupart des peuplements de Pin maritime d'Europe et d'Afrique et dans les plantations comparatives de provenances situées :

- dans les Maures (Forêt de Lambert) ;
- dans les Landes (Forêt des Malgaches) ;
- en Espagne (plantation de Cuntis) ;

montrent très clairement que toutes les provenances de Pin maritime peuvent être infestées par *M. feytaudi*, et que le comportement des diverses provenances vis-à-vis de la cochenille ne semble pas fondamentalement différent. Si quelques différences ont pu être observées elles sont, de toute façon, relativement limitées et difficiles à analyser et à interpréter (ce problème sera étudié en détail dans une publication ultérieure). Cette similitude des provenances de Pin maritime vis-à-vis de *M. feytaudi* n'implique pas qu'il ne puisse y avoir des différences dans leur comportement :

— vis-à-vis de *M. feytaudi*, autrement dit que la « réaction » de diverses provenances à un niveau identique de population de la cochenille ne soit différente ou ne se traduise différemment dans son extériorisation ;

— vis-à-vis des possibilités d'attaque par les insectes secondaires, et que par là même un niveau de population de *M. feytaudi* identique sur plusieurs provenances ne puisse se traduire par des dégâts de coléoptères xylophages et entraîner des mortalités différentes.

4. Description du cycle biologique global

Le nombre de stades larvaires varie chez les cochenilles selon l'espèce et le sexe ; la femelle se présente sous une forme néoténique, seul le mâle a un développement complet.

Chez les *Margarodidae* la lignée femelle présente en général 3 stades (2 stades larvaires et le stade adulte) et la lignée mâle 5. Ce cas se présente chez la plupart des espèces de *Matsucoccus* si l'on excepte les espèces parthénogénétiques (*M. pini* Green

en Angleterre et *M. macrocitrices*) et *M. fasciculensis* Herbert qui d'après Herbert (1921), présente 4 stades pour la lignée femelle et 6 pour la lignée mâle.

Le cycle biologique de *M. feytaudi* a été décrit pour la première fois par Ducasse en 1941 à partir d'échantillons provenant du Sud-Ouest de la France (région de Dax et environs de Bordeaux : Le Bouscat, l'Alouette, Langon, Andernos). Nos observations effectuées aussi bien dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France ne concordent pas pour le nombre de stades larvaires avec celles de cet auteur. Ce dernier observe à la suite du stade L1 mobile puis fixé, un stade L2 lui aussi mobile puis fixé et ensuite un stade L3 apode. De notre côté nous n'avons jamais rencontré le stade L2 mobile puis fixé. Nos observations correspondent à ce que l'on rencontre chez la plupart des espèces de *Matsucoccus*. Seul l'examen des lames de préparations microscopiques de Ducasse permettrait d'éclaircir cette non-concordance des observations. L'on doit cependant partir du principe que :

— Ducasse a bien décrit le *M. feytaudi* sur lequel nous avons travaillé. Cela est montré par la concordance de la biologie générale et du cycle biologique ;

— Ducasse a peut-être fait une erreur d'espèce au niveau du stade L2 mobile venant d'une confusion avec une autre espèce dont les larves L1 sont présentes sur le Pin maritime à la date indiquée par Ducasse pour le stade L2 mobile de *M. feytaudi*. Il pourrait s'agir de la Monophlébine, *Monophlebus fuscipennis* Leach recueillie dans cette région par Signoret en 1875 et par Feytaud entre 1926 et 1931 (Feytaud 1938). Nos observations effectuées depuis 5 ans sur cette dernière espèce montrent que l'éclosion des L1 de *M. fuscipennis* font suite dans le temps à celles de *M. feytaudi*.

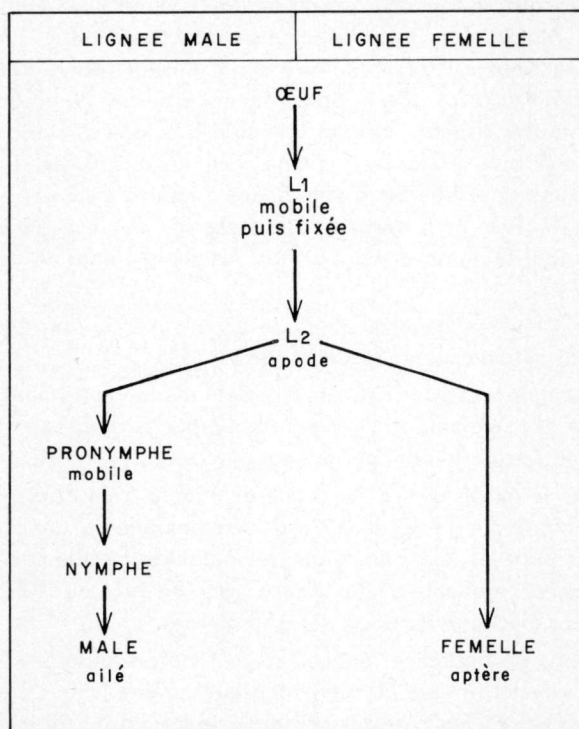


FIG. 2. — Stades évolutifs de *M. feytaudi* pour la lignée mâle et la lignée femelle.

Chez *M. feytaudi* le cycle biologique de la lignée mâle présente deux stades de plus que celui de la lignée femelle : les stades pronympe et nymphe (cf. fig. 2). Morphologiquement le stade pronympe mâle (ou propupa pour certains auteurs) est très voisin du stade femelle adulte. Pour Borner (1910) et Marchall (1922) la femelle comparée au mâle est un organisme néoténique ; cette néoténie existe chez toutes les espèces de cochenilles. Par contre, le stade pronympe mobile de type gynécoïde est limité à certains groupes.

Cette différence entre le nombre de stades de la lignée mâle et de la lignée femelle est écologiquement très importante car :

- le développement des deux lignées n'exige pas les mêmes conditions thermiques ;
- les seuils de développement et la sensibilité aux facteurs abiotiques de mortalité sont différents pour le stade L2 femelle, la pronympe et la nymphe.

5. Phénologie de l'espèce

Les cochenilles ont, selon les espèces, un cycle biologique de durée très variable ; il peut aller de quelques mois chez les *Pseudococcus* à 3 ans chez le *Margarodide* *Xylococcus japonicus* Ogum. (Oguma 1919).

Dans le genre *Matsucoccus* le développement de l'œuf à l'œuf dure 2 ans chez *Matsucoccus macrocitrices* Richards (Watson, 1960), 1 an chez *Matsucoccus feytaudi* (Riom et al., 1971), *Matsucoccus acalyptus* Herbert (MacCambridge, 1964), *Matsucoccus bisetosus* Morr. (MacKenzie, 1942), *Matsucoccus gallicolus* Morr. (Morrison, 1939)... et 2 à 3 mois chez *Matsucoccus josephi* Bod. (Bodenheimer et Neumark, 1955). *M. pini* se différencie des autres espèces par le fait, qu'il a selon les stations une ou deux générations par an (Rieux, 1973). Le « calage » sur les saisons des espèces monovolitives est en général assez semblable d'une espèce à l'autre avec apparition des mâles et des femelles en février-mars-avril, éclosion des larves en avril-mai, passage au 2^e âge larvaire en août-septembre et apparition des pronymphes en décembre-janvier (de l'année suivante).

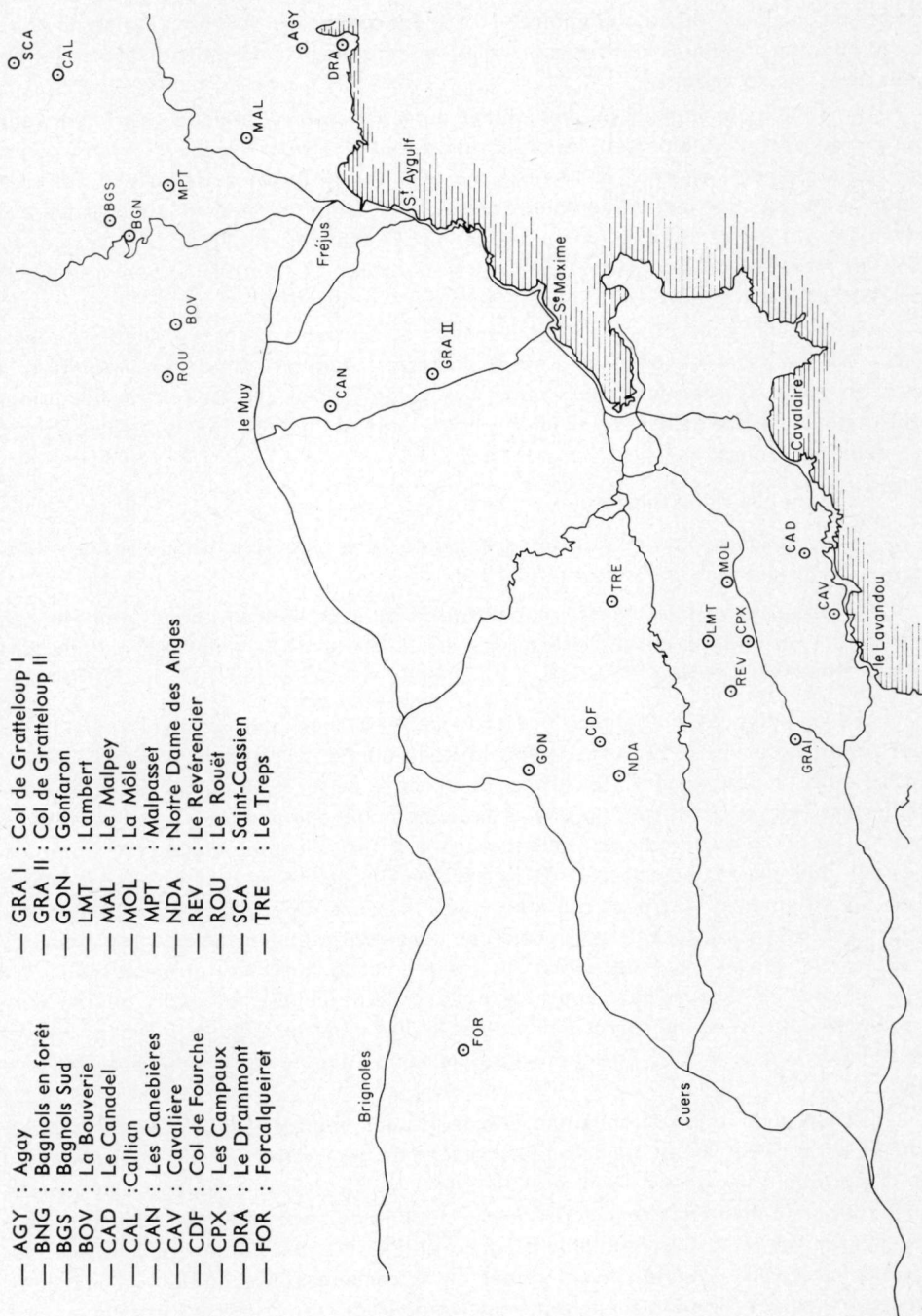
L'hivernation a lieu en général au stade L2 à quelques exceptions près, telles *M. resinosae* B. et G. qui hiverne au stade L1 (Bean, 1955).

Les méthodes employées pour l'étude phénologique seront sommairement décrites pour chaque stade et la valeur relative de ces méthodes analysée dans un chapitre ultérieur traitant de l'échantillonnage des populations.

La phénologie de *M. feytaudi* a été suivie de 1966 à 1974 dans plusieurs stations réparties dans les Maures et l'Estérel. Il n'a pas été possible durant ces sept ans d'étudier tous les stades, tous les ans, dans toutes les parcelles : seule l'éclosion des mâles a été suivie de façon permanente et elle le sera jusqu'en 1976 ou 1977, car elle sert de base à une méthode d'échantillonnage des populations.

Les observations préliminaires effectuées en 1966 ont montré l'étalement relatif des périodes de sorties et ont par là même indiqué qu'une fréquence hebdomadaire des relevés était suffisante pour caractériser les périodes d'apparition des divers stades avec une précision correcte.

FIG. 3. — Plan de situation des principales parcelles d'étude de M. feytaudi dans la région Maures-Estérel.



Etant donné les aléas climatiques, les relevés n'ont pu toujours être hebdomadaires : une période de 8 à 10 jours peut séparer deux observations. Malgré la rareté de ces aléas, ils ont rendu obligatoire le tracé des courbes en sorties cumulées et pour certaines interprétations leur transformation par planimétrie en courbes de fréquences de sorties hebdomadaires.

Par suite de la rapidité du phénomène de dépérissement et de la destruction par incendies (parcelle Malpasset), les observations ont dû être arrêtées en certains points en cours d'étude ; en effet, le nombre d'arbres restant vivants n'était plus suffisant pour continuer une expérimentation biologique. Dans la mesure du possible ces parcelles ont été remplacées par d'autres, moins atteintes et situées dans des conditions de milieu sinon identiques du moins comparables. La figure 3 indique la situation des parcelles auxquelles il est fait référence dans le texte.

Ces parcelles ont été choisies en fonction de plusieurs critères : âge du peuplement (15 à 25 ans en général) densité correcte, situation (altitudes, orientation...) et accès facile. Ce dernier critère étant imposé par le fait que les relevés hebdomadaires devaient être assurés en 48 heures pour l'ensemble des parcelles par une équipe de deux personnes.

Pour chaque stade cette étude analyse :

— les *variations spatiales* : comparaison du cycle pour une année donnée dans divers points des Maures-Estérel ;

— les *variations temporelles* : comparaison du cycle moyen annuel d'une année sur l'autre, et analyse de la « précocité » et de la « tardivité » des diverses stations d'une année sur l'autre.

Les résultats phénologiques présentés sont obtenus par l'analyse individuelle des captures sur 10 à 50 arbres selon le stade étudié. Ils tiennent compte d'arbres inclus dans un peuplement ; les arbres de bordure de forêt ou de clairières sont éliminés des relevés ; malgré cela une certaine homogénéité persiste si l'on examine la courbe de sortie au niveau de l'individu arbre. A titre d'exemple la figure 4 montre, pour la parcelle Malpasset en 1970, l'hétérogénéité des sorties mâles pour 8 arbres (sur les 40 étudiés). On peut constater une différence d'une dizaine de jours entre arbre précoce (soit arbre de bordure ou de zone claire) et arbre tardif (soit arbre de peuplement dense). Pour des situations froides, la bordure bien orientée peut être plus précoce de 15 jours par rapport à la moyenne du peuplement alors qu'une hétérogénéité d'une semaine correspond au cas le plus général. Cette observation rejoint la suivante concernant les variations dans le temps dues au phénomène de dépérissement.

L'analyse de la variation temporelle de la phénologie en un lieu donné est entachée d'erreurs par le fait même du phénomène de dépérissement qui, en provoquant la disparition d'un certain nombre de tiges tous les ans, modifie la densité du peuplement et par la même ses caractéristiques. Par suite de l'action de *M. feytaudi* un peuplement fermé se trouve rapidement ouvert et il en résulte une tendance à une plus grande précocité pour les divers stades de la cochenille. Cependant l'étude de la variation temporelle de la phénologie reste valable car ces variations locales du microclimat ne sont pas suffisantes pour changer le classement des stations en précoces-moyennes et tardives.

Sorties cumulées
en pour cent

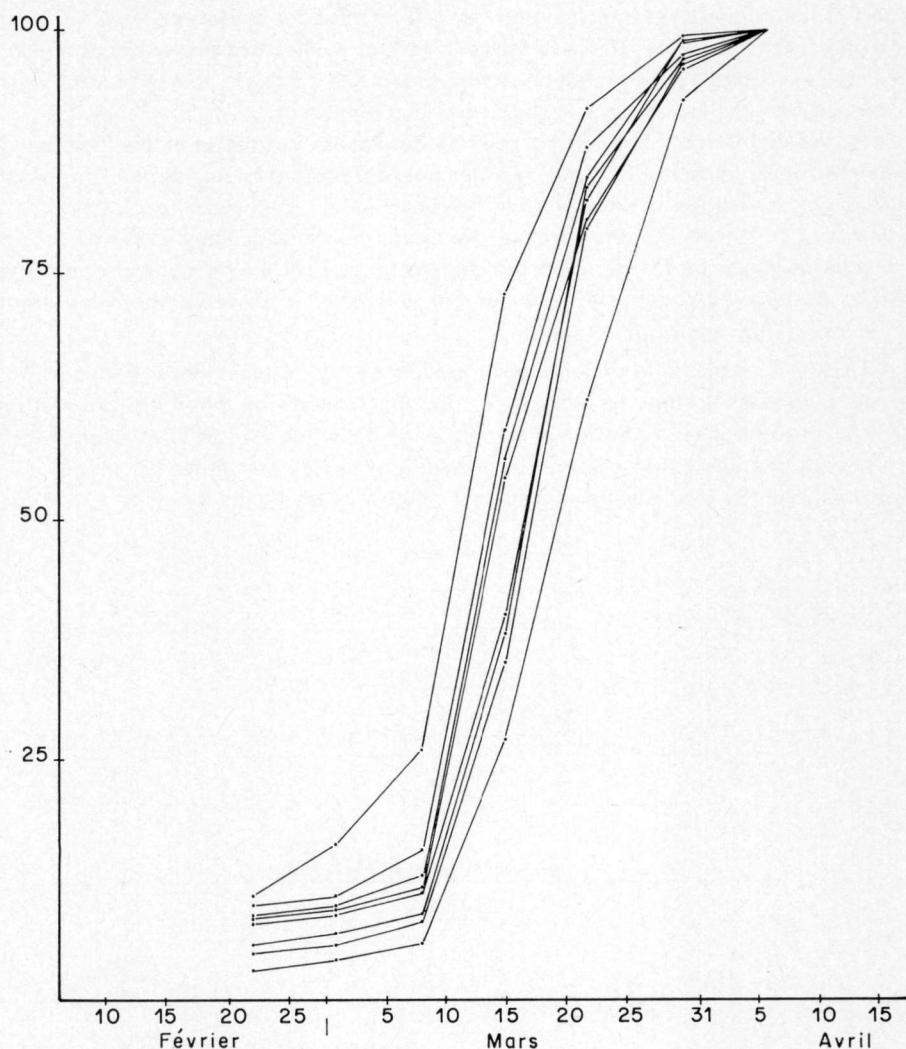


FIG. 4. — Variations de la phénologie des mâles de *M. feytaudi* sur 8 arbres d'un même peuplement (parcelle Malpasset en 1970).

5.1 Cycle moyen

Le cycle de *M. feytaudi*, espèce monovoltine, est caractérisé par :

- des périodes d'apparition des divers stades bien tranchées ;
- la non-superposition de ces périodes de sorties ;
- un étalement de la période de sortie variable selon le stade considéré ;

A partir du début de l'année légale l'apparition des divers stades se succède dans l'ordre suivant :

- *pronymphes* : le maximum des sorties a lieu durant la première quinzaine de janvier ; la courbe de sortie est étalée sur plus de 45 jours si l'on ne tient pas compte des sorties hebdomadaires inférieures à 5 p. 100 du total des captures ;

- *mâles-femelles* : 5 à 10 jours après la fin des sorties des pronymphes les premiers mâles et femelles apparaissent ; le maximum des sorties a lieu en général entre le 5 et le 10 mars ; l'étalement se produit sur 35 à 40 jours ;

- *larves de 1^{er} âge* : 25 jours après la fin des sorties des mâles et des femelles les premières larves mobiles éclosent ; la période d'éclosion est étalée sur un mois ; le maximum des éclosions a lieu vers le 1^{er} mai ;

- *larves de 2^e âge* : 4 mois après le maximum des éclosions des larves de 1^{er} âge les premières larves de 2^e âge apparaissent à la fin de l'été. Le plus grand nombre de passages du 1^{er} au 2^e âge larvaire a lieu entre le 10 et le 25 septembre, l'ensemble des passages étant étalé sur 45 jours.

La figure 5 explicite le cycle général moyen de *M. feytaudi* pour l'année 1969. Elle représente les sorties, en fréquences par unité de temps, pour des populations égales de pronymphes, mâles-femelles, larves de 1^{er} et de 2^e âge. Il est bien évident que dans un peuplement le niveau des populations des divers stades est inégal : il y a par exemple 300 fois plus de larves de 1^{er} âge que de femelles.

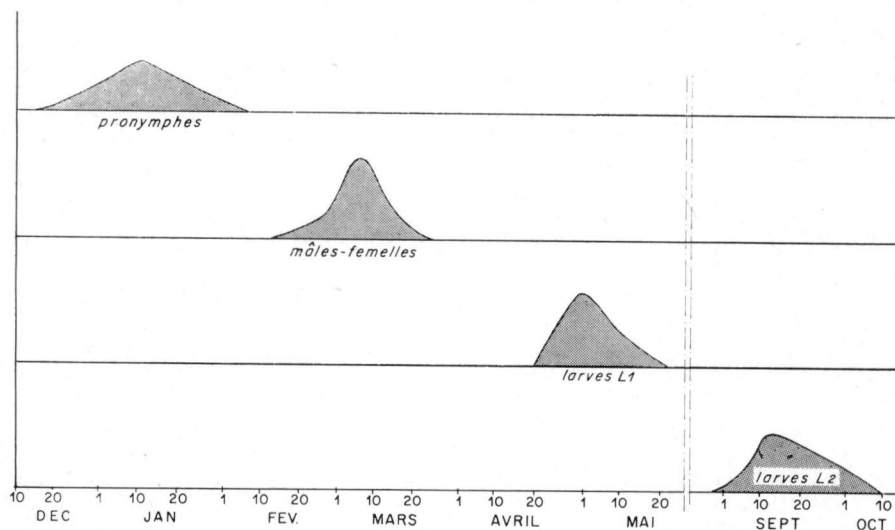


FIG. 5. — Schématisation des périodes de sorties des pronymphes, des mâles et femelles, d'éclosion des larves de premier âge et de changement de stade larvaire chez *M. feytaudi* (Moyenne sur la région Maures-Estérel en 1969).

5.2 Eclosion des L1

En avril-mai apparaissent les larves néonates de *M. feytaudi*. Leur cycle peut être suivi par une méthode simple : sur 10 centimètres environ le rhytidome des arbres étudiés est raclé à la plane, et le fût cerclé d'un ruban adhésif dont la surface collante est orientée vers l'extérieur. Un bon contact entre l'arbre et le support de l'adhésif est indispensable car les larves ont tendance à passer sous le ruban. Les larves arrêtées par le piège sont, malgré leur petite taille, faciles à dénombrer sous la loupe bino-culaire car, de par leur comportement, elles sont groupées à la partie inférieure. Les

pièges sont, à intervalles plus ou moins réguliers, changés (dans la plupart des cas selon une périodicité d'une semaine).

Dans ces conditions l'étude des sorties sur 10 à 20 arbres bien répartis dans le peuplement suffit pour avoir des résultats homogènes.

Le nombre d'insectes capturés par cette méthode est très important et permet d'obtenir des courbes de sorties précises. Il n'est pas rare de capturer 10 à 20 000 larves par semaine et par arbre, et dans certains cas de dépasser les 50 000 captures (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Mode d'obtention de la courbe phénologique des larves de 1^{er} âge pour la parcelle Bouverie en 1970
(piégeage adhésif) total des captures : 1 097 976*

Dates de piégeage	début ...	8.04	15.04	21.04	28.04	8.05	14.05
	fin ...	15.04	21.04	28.04	8.05	14.05	20.05
Date milieu piégeage		12.04	18.04	25.04	3.05	11.05	17.05
Nombre de mesures		12	12	12	12	12	12
Captures	total	0	9 168	247 443	449 916	284 076	107 373
	moyenne	0	764	20 620	37 493	23 673	8 948
p. 1 000 de captures		0	8	225	410	259	98
p. 1 000 cumulé		0	8	233	643	902	1 000

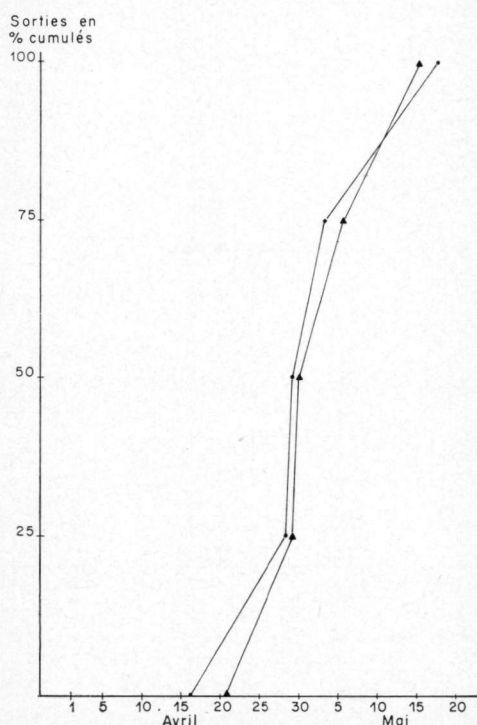


FIG. 6. — Comparaison des points caractéristiques de la courbe moyenne des sorties de larves néonates de M. feytaudi en 1969 et 1970 dans la région Maures-Estérel.

Ce nombre de captures important (le cycle 1970 est établi en tenant compte de 4 millions de captures) donne une bonne représentation du début et de la fin des sorties.

Les résultats obtenus par ce procédé concernant les larves néonates en activité et non le cycle réel des éclosions car une période de repos post-natal, variable selon les conditions de milieu, est obligatoire chez *M. feytaudi*, comme c'est le cas pour de nombreuses espèces de cochenilles. Cette période de repos post-natal peut, étant donné les températures moyennes des mois d'avril-mai, être estimée à 24 ou 48 heures selon

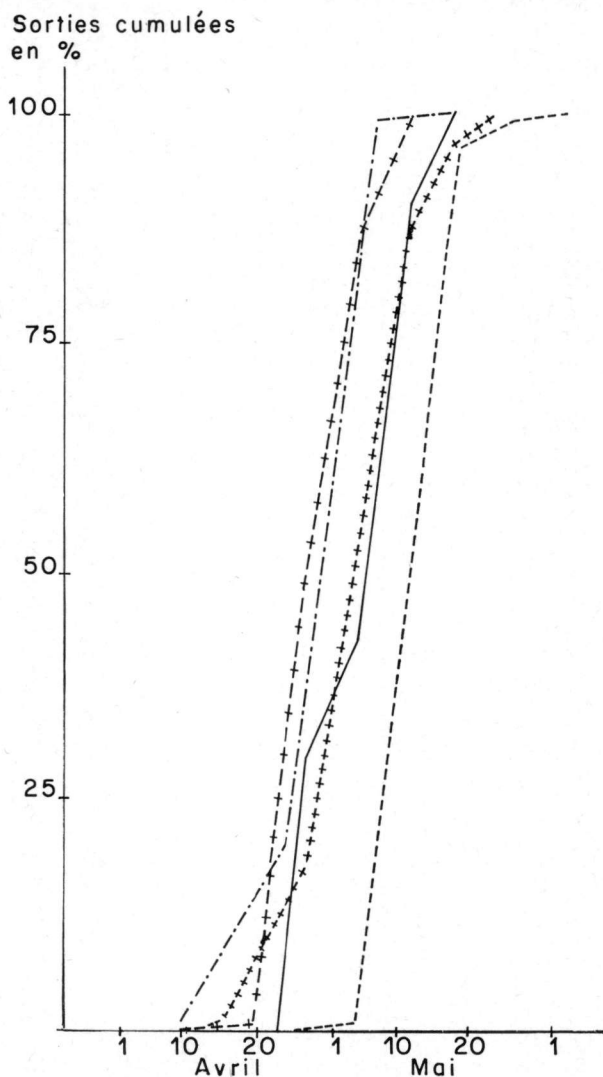


FIG. 7. — Comparaison en 5 points de la région Maures-Estérel des courbes d'activité des larves néonates de *M. feytaudi* en 1969.

- | | |
|--------------|--------------------------------|
| ————— | Bouverie |
| | Bagnols |
| —+—+—+—+—+—+ | Campaux |
| +++++ | Rouet |
| - - - - - | Malpasset (Callian après 1970) |

les dates. En pratique la courbe des captures des larves mobiles peut être assimilée à la courbe des éclosions.

L'éclosion des larves néonates se caractérise par un faible écart entre les parcelles les plus chaudes et les plus froides.

En 1969 cet écart est de 15 jours et en 1970 de 20 jours. Les figures 7 et 8 montrent

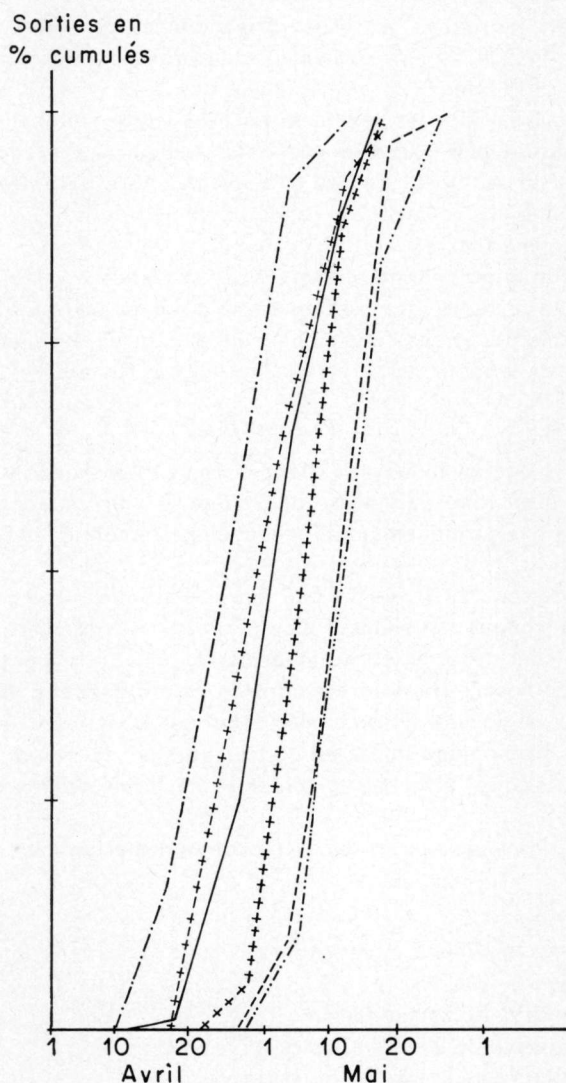


FIG. 8. — Comparaison en 6 points de la région Maures-Estérel des courbes d'activité des larves néonates de *M. feytaudi* en 1970.

—	Bouverie
- - - - -	Bagnols
+ + + + +	Campaux
+ + + + +	Rouet
- - - - -	Malpasset (Callian après 1970)
- - - - -	Canebières

l'allure générale des sorties en 1969 et 1970 pour 5 et 6 parcelles choisies dans des conditions de milieu différentes.

Si l'on ne tient pas compte des captures hebdomadaires inférieures à un pour mille du total des captures, les éclosions en un point donné sont étalées sur 30 à 35 jours, et la population totale de larves d'un peuplement éclot en une semaine.

La caractéristique la plus importante des éclosions de larves de 1^{er} âge est la constance des dates moyennes de sorties d'une année sur l'autre. Par exemple la comparaison entre 1969 et 1970 montre un décalage dans le temps de 2 à 3 jours seulement ; le point 50 p. 100 des éclosions se situe entre le 28 et le 30 avril (fig. 6).

Les observations ponctuelles effectuées en 1968 confirment cet écart très faible, et montrent des sorties plus précoces que celles indiquées précédemment pour les peuplements situés sur le littoral. Le peu d'importance forestière des peuplements du littoral et des difficultés d'y travailler ont conduit à éliminer dans les études postérieures les relevés dans cette zone.

Il faut noter que la parcelle la plus précoce une année donnée ne l'est pas obligatoirement l'année suivante ; il en est de même pour les parcelles les plus tardives. Cette inversion d'une année sur l'autre peut représenter un décalage d'une semaine (c'est le cas en particulier pour les parcelles Campaux et Canebières en 1969 et 1970).

5.3 Passage L1/L2

La larve de 1^{er} âge vit fixée sans changer de position pendant 3 à 4 mois. Elle prend une forme piriforme, puis passe au 2^e âge larvaire courant septembre. La Larve L2, apode se fixe pratiquement au même emplacement que la larve de 1^{er} âge dont elle est issue.

L'analyse du passage du 1^{er} au 2^e âge larvaire est effectuée en prélevant toutes les semaines, dans chaque peuplement étudié, plusieurs fragments de fûts de 40 à 50 centimètres. Ils sont décortiqués au laboratoire, sous la loupe binoculaire ; les larves, prélevées au hasard sont placées dans du chloralphénol à 40-50 °C. Au bout de quelques jours les larves suffisamment éclaircies sont montées entre lame et lamelle ; le milieu de montage utilisé est soit la gomme de Faure soit le polyvinyl lactophénol. Pour chaque lot quelques centaines de larves sont préparées de cette façon.

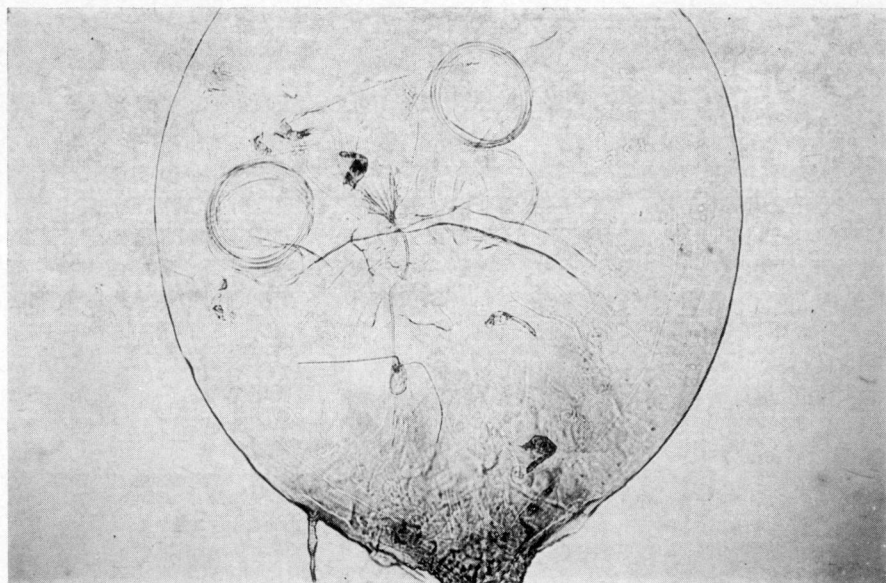
L'observation de chaque larve au microscope permet un classement en 5 catégories :

- larve de 1^{er} âge ;
- apparition des téguments et des stigmates de la larve de 2^e âge à l'intérieur de la larve de 1^{er} âge ;
- stylets de la larve de 2^e âge formés ;
- stylets de la larve de 2^e âge coaptés ;
- stylets de la larve de 2^e âge déroulés (larve fixée).

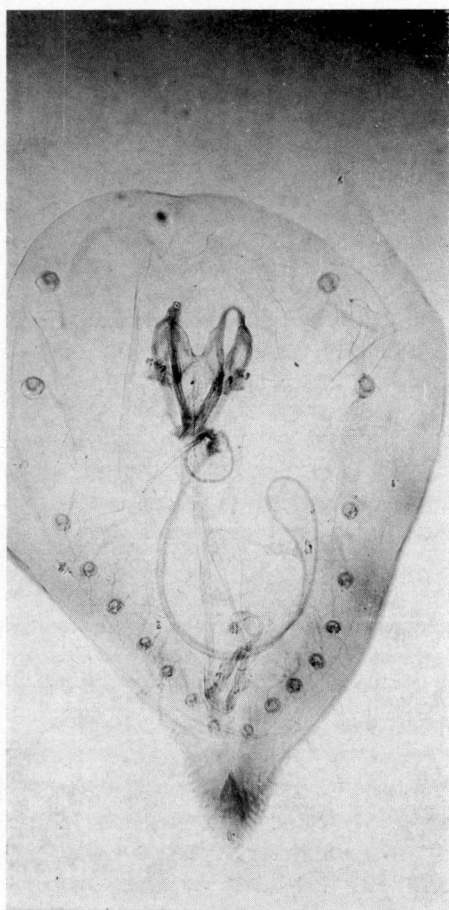
Dans les relevés on considère comme larves de 2^e âge celles ayant coapté leurs

FIG. 9. — Critères du passage du premier au deuxième stade larvaire chez *M. feytaudi* Duc.

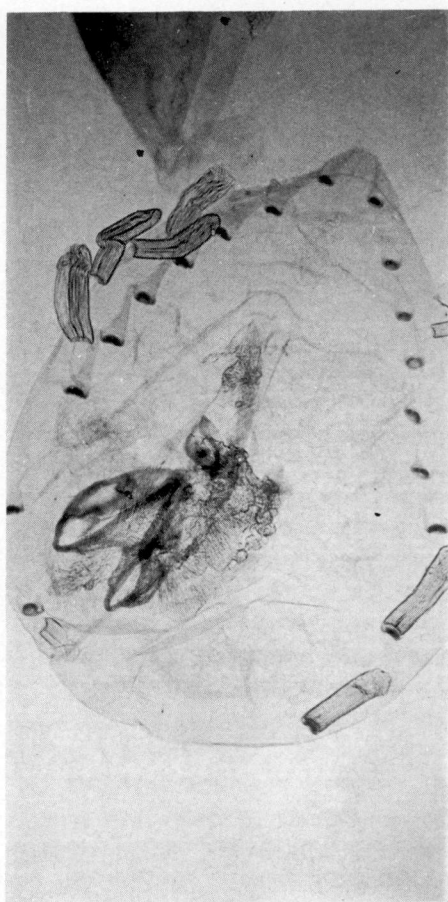
- a) Stylets de la L2 en formation à l'intérieur de la L1.
- b) L2 formée, stylets coaptés, à l'intérieur de la L1.
- c) L2 fixée, délogée de l'exuvie de la L1 apode.



a)



b)



c)

stylets : morphologiquement ce classement est discutable mais il présente au point de vue pratique l'avantage d'être simple et de ne pouvoir prêter à confusion, même pour l'observateur non averti ; ce critère facile permet une bonne répétitivité de la mesure. De plus comme l'intervalle de temps entre la fin de la formation des stylets et leur coaptation est relativement court, le critère choisi donne une bonne précision de l'évolution de la population étudiée et limite les risques d'erreurs d'interprétation.

La figure 10 montre la dynamique du passage du 1^{er} au 2^e âge larvaire, et indique que celui-ci s'effectue pour un individu (et non une population) dans un délai de 10 à 20 jours ; le critère choisi pour le passage se situe au milieu de cette période, en conséquence les courbes fournies dans ce texte sont 5 à 10 jours trop tardives par rapport au début de la formation de la larve de 2^e âge et peuvent être corrigées si nécessaire.

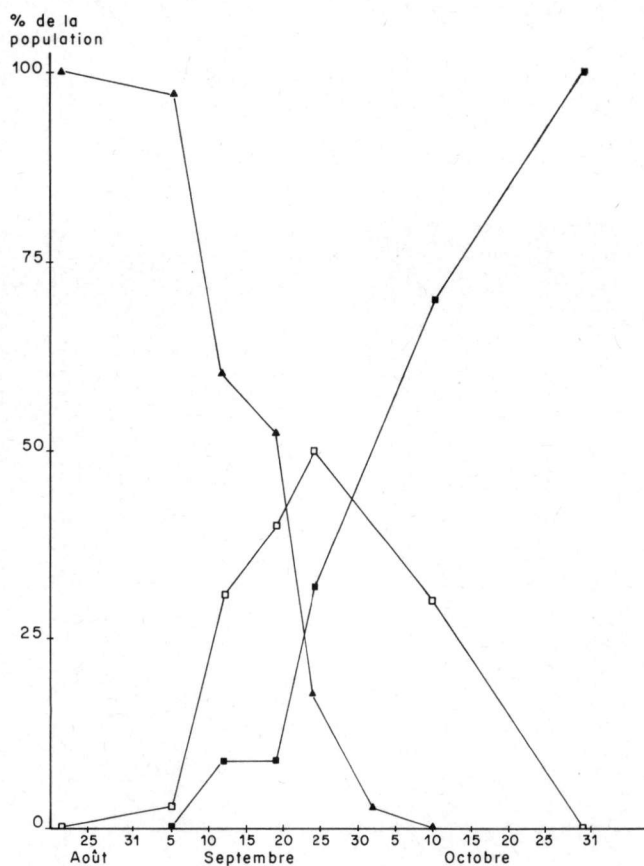


FIG. 10. — Evolution d'une population de larves de *M. feytaudi* lors du passage du 1^{er} au 2^e âge larvaire (Bagnols en forêt, 1969).

- ▲ Larves du 1^{er} âge.
- Larves en cours de passage.
- Larves du 2^e âge fixées.

5.31 Variation spatiale.

Sur la région Maures-Estérel l'écart entre les points 50 p. 100 est étalé sur 15 jours entre les situations les plus précoces et les situations les plus tardives.

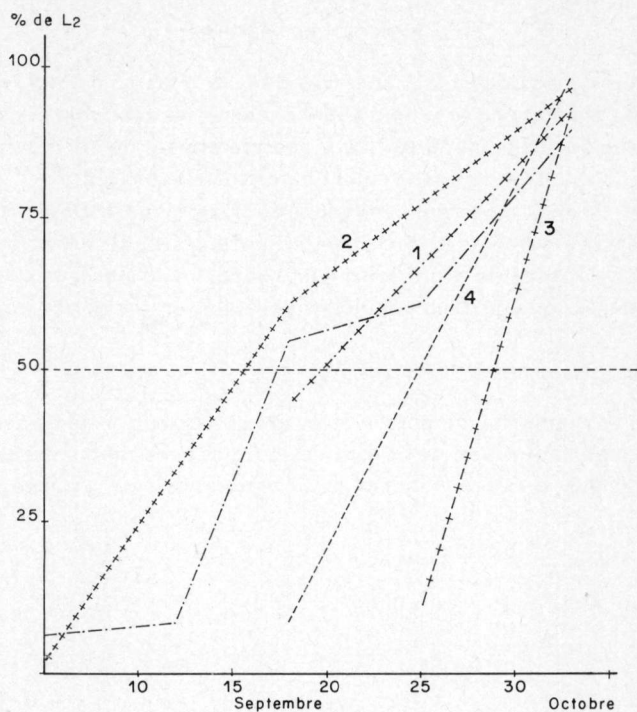


FIG. 11. — Courbe de passage L1/L2 de *M. feytaudi* exprimé en p. 100 de L2 en 1969. (1. — Forcalqueiret ; 2. — Le Rouet ; 3. — Les Campaux ; 4. — Malpasset ; 5. — Les Canebières.).

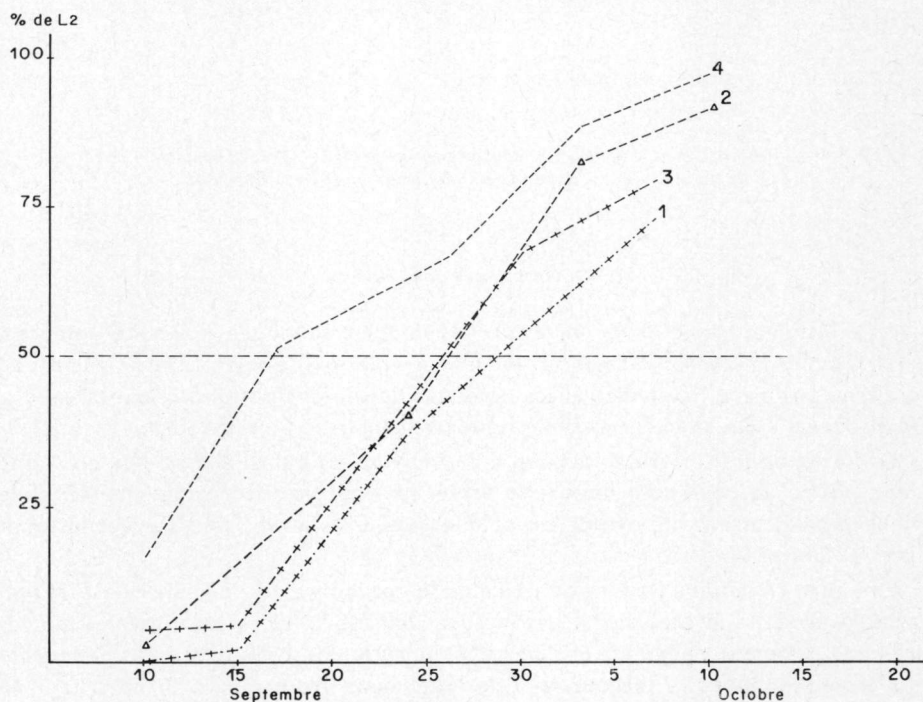


FIG. 12. — Courbe de passage L1/L2 de *M. feytaudi* en p. 100 de L2 pour 1970. (1. — Forcalqueiret ; 2. — Le Révérencier ; 3. — Les Campaux ; 4. — Callian).

Les courbes de passage L1/L2 fournies dans le texte souvent n'indiquent pas le début et la fin du phénomène car, dans le but d'alléger les dépouillements, il était décidé de ne considérer que le point 50 p. 100. L'analyse directe de l'échantillon et de l'état de population au moment du prélèvement autorise cette procédure.

Les figures 11 et 12 montrent l'évolution du passage en 1969 et 1970 ; un certain regroupement entre parcelles a lieu pour la fin du passage ; en situation littorale le passage est plus précoce de 4 à 5 jours par rapport à la parcelle « Campaux », et, en un lieu donné, le passage de la population est étalé sur une période de 30 à 35 jours.

5.32 Variation temporelle.

L'écart en un même lieu du point « 50 p. 100 de passage » étudié sur 5 ans (fig. 13) n'est pas très important ; il est de l'ordre de 15 jours et se situe entre le 15 septembre pour l'année la plus précoce (1968) et le 30 septembre pour l'année la plus tardive (1969).

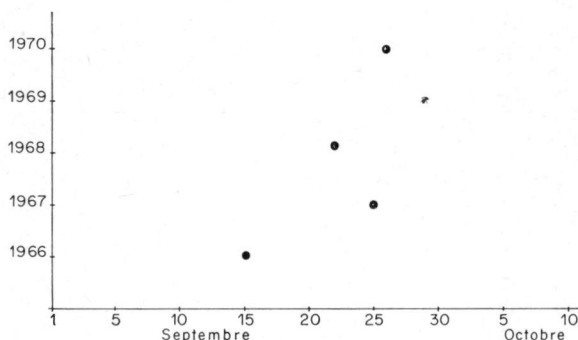


FIG. 13. — Variation dans le temps de la date du passage de 50 p. 100 de la population de larves L1 de *M. feytaudi* au stade L2, en un même lieu (83-Les Campaux).

5.4 Croissance des larves

A l'éclosion la L1 mobile de *M. feytaudi* est de forme allongée (400 à 450 μ de long sur 150 μ de large). Après sa fixation et au fur et à mesure de sa croissance, elle prend une allure piriforme, les pattes et les antennes devenues non fonctionnelles, se disposent souvent d'une manière dissymétrique par rapport à l'axe du corps.

La forme de la L2 varie beaucoup d'un individu à l'autre, elle est liée pour une grande part à l'espace dont dispose la larve au fond des fissures des écorces. Elle devient souvent piriforme, ovoïde ou aplatie quand les larves sont serrées les unes contre les autres.

La figure 14 indique l'allure générale de la croissance des larves L1 et L2 et non le rythme exact de la croissance. Les mesures ont été faites sur des insectes montés entre lame et lamelle : par suite de l'écrasement, les tailles sont surestimées ; elles sont indiquées en longueur + largeur en μ , le total étant divisé par 2. Si ce critère ne convient pas pour une définition précise il donne cependant une bonne idée de la croissance générale de l'insecte.

BIOLOGIE GÉNÉRALE ET PHÉNOLOGIE DE *M. FEYTAUDI*

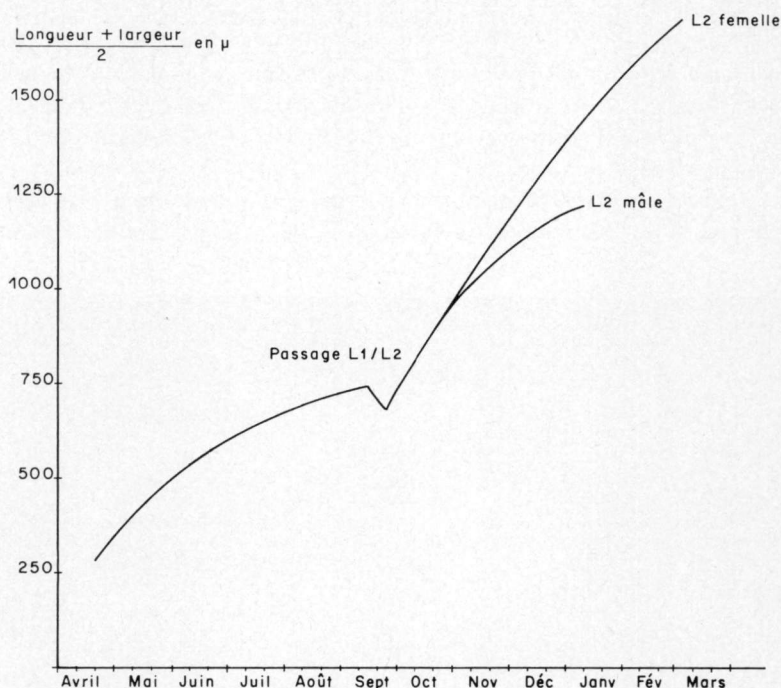


FIG. 14. — Allure générale de la croissance des larves L1 et L2 de *M. feytaudi*.

En fin de développement les L2 de la lignée mâle ont une largeur de 900 à 1 300 μ et 1 300 à 1 600 μ de longueur moyenne ; celles de la lignée femelle ont des tailles légèrement supérieures (largeur 1 300 à 1 600 μ , longueur 1 800 à 2 200 μ). Ces tailles ne tiennent pas compte des extrêmes possibles pour l'espèce.

TABLEAU 3

Obtention de la courbe de sortie des pronymphes de *Matsucoccus feytaudi* en 1969
(Parcelle Rouet, total des captures : 8 099 individus)

Date du piégeage	début	10.12	21.12	30.12	14.01	23.01	30.01	5.02
	fin	21.12	30.12	14.01	23.01	30.01	5.02	11.02
Nombre de mesures.....		47	47	47	47	46	46	46
Nombre de captures.....		0	1 290	2 980	2 466	1 262	71	30
Moyenne des captures par arbre		0	27,44	63,40	52,46	27,43	1,54	0,65
p. 1 000 de sorties.....		0	159	367	303	158	9	4
Sorties cumulées en p. 1 000....		0	159	526	829	987	996	1 000

5.5 *Eclosion des pronymphes*

Le rythme d'éclosion des pronymphes peut être suivi en utilisant comme pour les femelles, un piège concurrent des abris naturels sous écorce. Une bande de carton ondulé, à fissures larges, constitue un piège idéal. Un relevé hebdomadaire permet d'obtenir une courbe d'éclosions.

Etant donné le peu d'intérêt de ce stade, au point de vue écologique et pour l'étude de la dynamique des populations, seule l'année 1969 a été suivie en 4 points de la

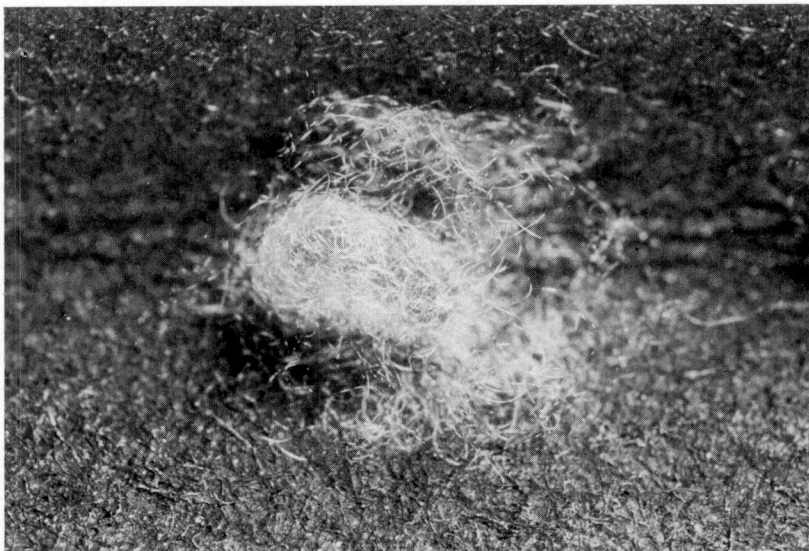


FIG. 15. — *Cocon de nymphe de Matsucoccus feytaudi Duc.*



FIG. 16. — *Nymphe de Matsucoccus feytaudi Duc., cocon ouvert.*

région Maures-Estérel. Les autres années, des relevés ponctuels et limités dans le temps ont permis de se rendre compte de la similitude du cycle d'une année sur l'autre.

Pour un lieu donné les sorties des pronymphes sont étalées sur une période de 40 à 50 jours (du 20 décembre au 1^{er} février en 1969) et sur plus de deux mois pour l'ensemble de la région Maures-Estérel.

En réalité on rencontre des pronymphes sur une période encore plus étalée : les toutes dernières peuvent éclore durant la deuxième quinzaine de février, soit en

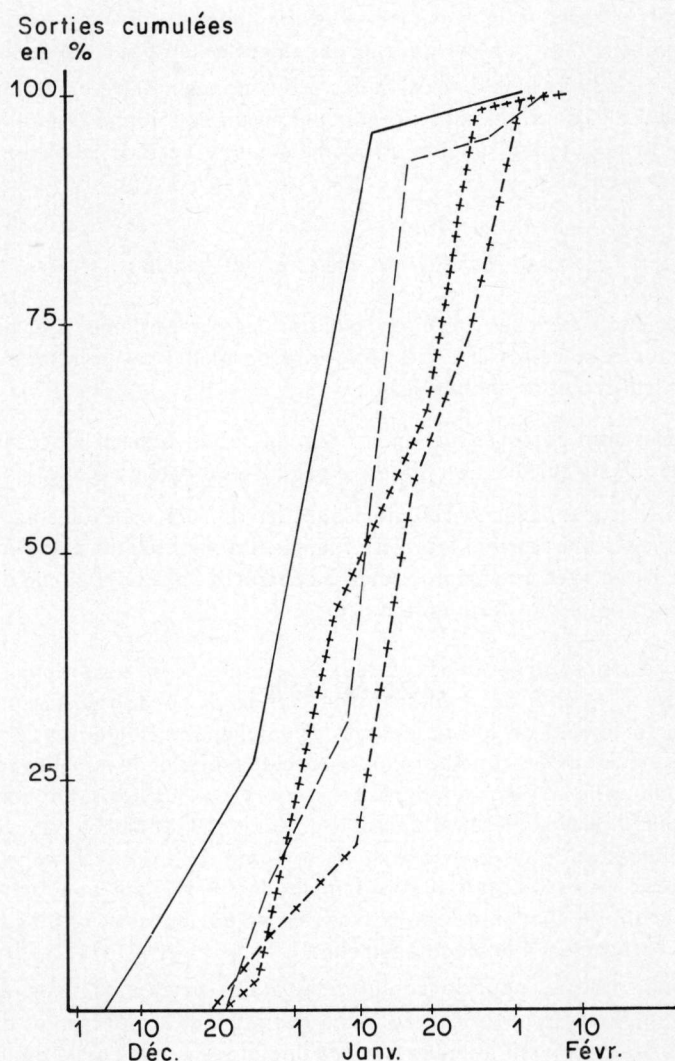


FIG. 17. — Courbes des sorties de pronymphes de *M. feytaudi* en p. 100 cumulés en 4 points de la région Maures-Estérel pour 1969.

—	Bouverie
+ — + — + — + — +	Campaux
+++++	Rouet
- - - - -	Malpasset (Callian après 1970)

même temps que les premières femelles. Il n'est pas tenu compte dans les courbes de sorties de ces éclosions tardives qui représentent moins de 1 p. 1 000 de la population totale des cochenilles du peuplement ; elles peuvent être cependant de plusieurs dizaines d'individus par arbre (si ce n'est parfois quelques centaines pour les arbres très peuplés). Le décalage maximum entre les parcelles est de l'ordre de 15 à 20 jours ; le point de 50 p. 100 des sorties se situe entre le premier et le 20 janvier, la moyenne vers le 10 janvier.

La figure 17 montre que l'écart de 15 jours constaté au début des sorties entre la parcelle la plus précoce et la plus tardive se maintient durant la plus grande partie de la période des sorties ; un certain regroupement a lieu pour les dernières sorties.

L'analyse fine du rythme d'éclosion des pronymphes montre un étalement important dans l'espace et dans le temps ; cependant en un lieu donné la moitié des sorties (50 p. 100 de la population) peut se produire sur une période relativement réduite, soit une semaine environ.

5.6 *Éclosion des mâles et des femelles*

Les mâles et les femelles de *M. feytaudi* ont des comportements et des tropismes différents ; pour cette raison il a été nécessaire de mettre au point une méthode de piégeage particulière pour chaque sexe :

- les mâles sont capturés facilement par un ruban adhésif placé autour du fût des arbres étudiés, la surface non adhésive orientée du côté du tronc.
- les femelles fécondées se réfugient dans les anfractuosités des écorces et dans des abris artificiels qui peuvent leur être fournis. La méthode la plus simple consiste à ceinturer le tronc avec du carton ondulé à canelures fines, une partie de la population femelle se réfugie dans la bande de carton.

Les captures enregistrées avec ces deux types de pièges ne sont pas comparables entre elles car la totalité des mâles passant sur le piège adhésif est arrêtée, alors qu'une partie seulement de la population de femelles se réfugie dans les canelures de carton ondulé. Dans ces conditions le nombre de mâles et de femelles capturés dans une unité de temps ne correspondent pas au rapport réel des sexes, par contre chacune de ces deux méthodes s'avère valable pour estimer et quantifier les variations du nombre des individus de chaque sexe d'une semaine sur l'autre. De plus connaissant le rapport exact des sexes par d'autres méthodes, il devient possible d'estimer le pouvoir capturant de chacun des deux types de pièges utilisés ; le piège à mâles est beaucoup plus efficace que le piège à femelles.

La méthode utilisée pour la capture des mâles présente l'inconvénient de ne pouvoir être employée pour la comparaison des populations présentes d'un jour sur l'autre, car par jour de vent le piège capture une plus grande partie de la population que par jour de temps calme ; en effet lorsque le temps est calme les mâles volent dans le peuplement d'un arbre à l'autre, au contraire le vent les oblige à s'agripper sur l'arbre et à se déplacer sur le fût en marchant ; ils se font ainsi mieux capturer par le piège. Lorsque les relevés sont hebdomadaires ces quelques irrégularités de captures quotidiennes dues au facteur vent ont tendance à disparaître.

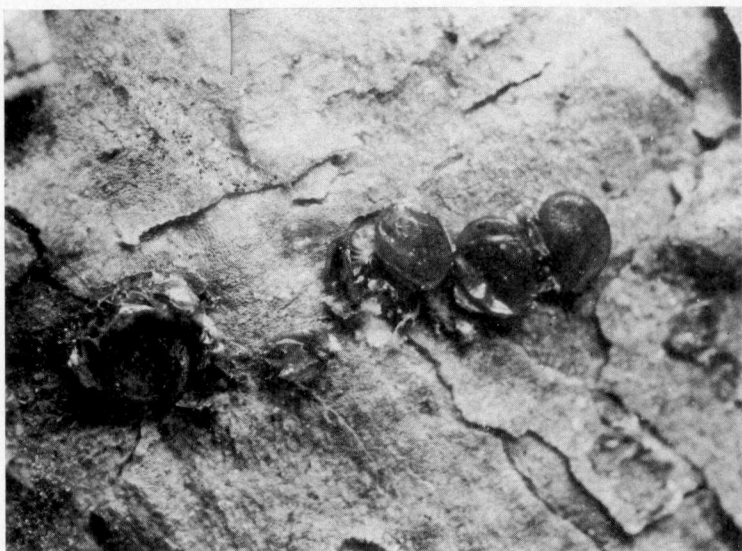


FIG. 18. — L2 apode et fixée de *M. feytaudi* Duc.

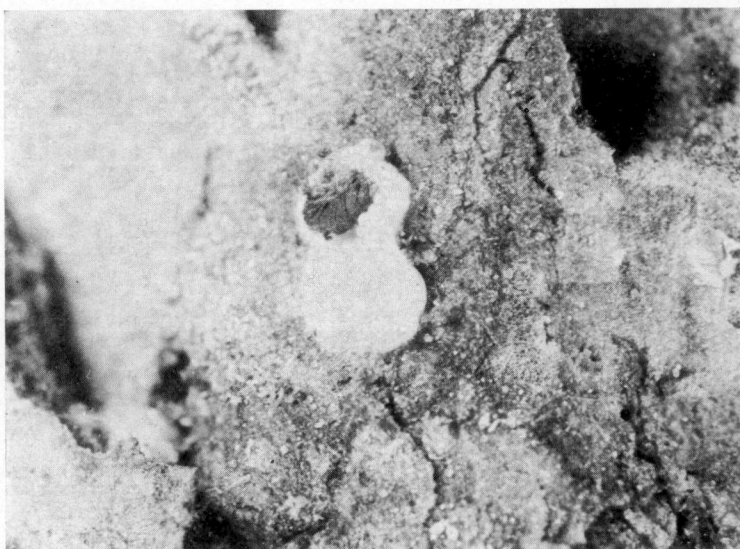


FIG. 19. — Ponte de *M. feytaudi* Duc. et dépouille de la femelle.

5.61 Variation temporelle.

Les piégeages répétés 5 années consécutives dans plusieurs localités (5 à 10) de la région Maures-Estérel permettent une étude fine des variations des périodes d'apparition des mâles et des femelles.

La figure 20 tracée en tenant compte des points 0, 25, 50 et 75 p. 100 des sorties montre l'homogénéité de la phénologie des mâles. Cependant le point 75 p. 100 de 1970 s'écarte fortement (14 jours) de la moyenne ; cet écart s'explique par une période

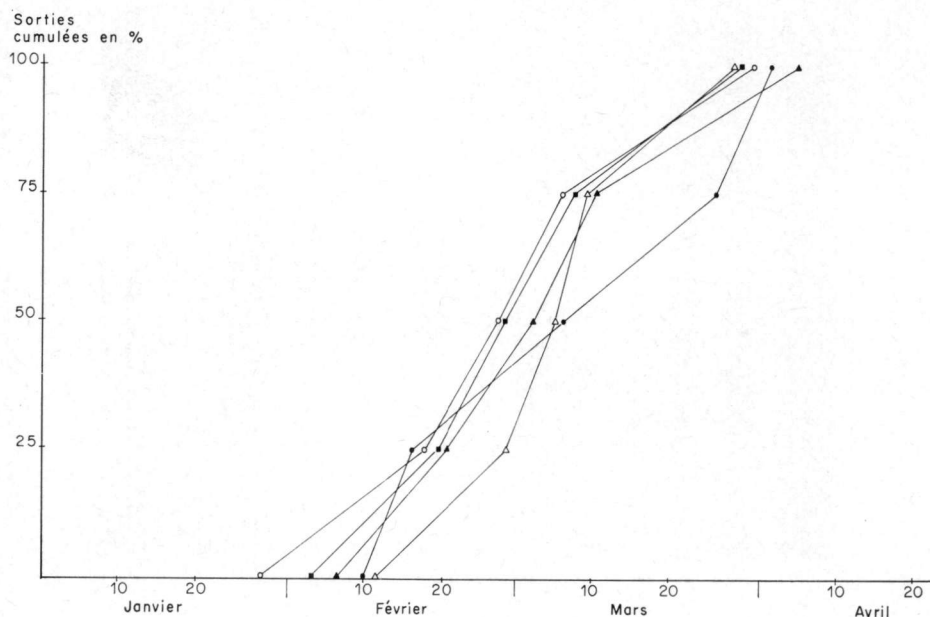


FIG. 20. — Variation dans le temps des éclosions des mâles de *M. feytaudi* dans les Maures (la courbe de chaque année est la moyenne de 5 à 10 localités).

△ 1969 ; ● 1970 ; ▲ 1971 ; ■ 1972 ; ○ 1973.

de froid plus tardive que les autres années étudiées. Les courbes de sorties se recoupent entre elles ce qui montre que la précocité ou la tardivité du cycle dépend du microclimat immédiat du mois de février et mars, la température d'un jour donné se faisant sentir le jour même pour les mâles et pour les femelles le jour même et le lendemain. Ceci explique qu'il n'y ait pas de liaison obligatoire entre la date de début de sortie et la date de fin de sorties. Ainsi, en 1970 la date des 25 p. 100 de sorties est précoce par rapport à la moyenne, celle des 75 p. 100 est très tardive. Cependant, si l'on ne tient pas compte de l'année 1970 on peut constater que les points 25 p. 100, 50 p. 100 et 75 p. 100 sont bien groupés.

Le tableau 4 indique les dates moyennes des sorties et explicite cet écart. On constate la très faible variation du point 50 p. 100 de sorties : sur 5 ans d'observations, l'écart à la moyenne n'est que de ± 4 jours.

TABLEAU 4

Variation des éclosions des mâles de *M. feytaudi*. Moyennes sur 5 ans (1969 à 1973) et pour 5 à 10 localités réparties dans les Maures

	Premières sorties	25 p. 100	50 p. 100	75 p. 100	Fin des sorties	
Date moyenne.....	8.02	20.02	2.03	12.03	1.04	
Jours d'écart maxi. sur 5 ans	+ —	4 10	8 4	4 4	14 6	5 3

5.62 Variation spatiale.

Les variations temporelles de la phénologie des mâles sont peu importantes si l'on considère les moyennes de plusieurs parcelles. Par contre pour une année donnée, il est intéressant d'étudier l'hétérogénéité du cycle en divers points de la région Maures-Estérel ; l'année 1972 peut être prise à titre d'exemple. La figure 21 schématise en

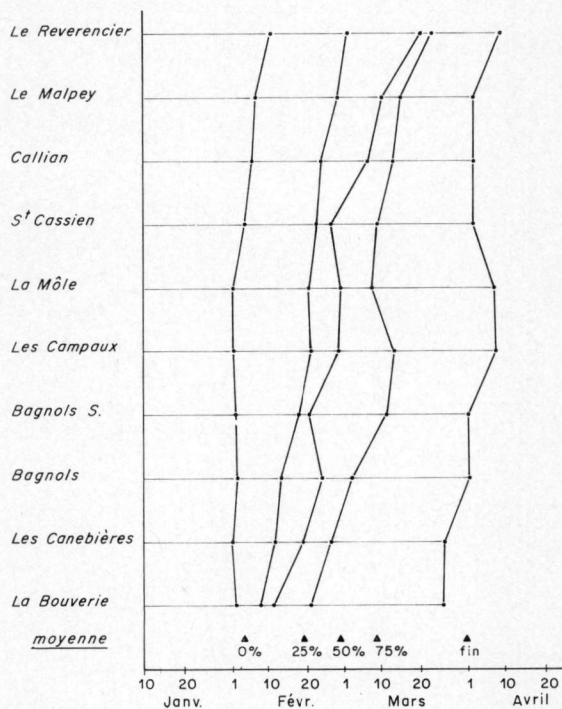


FIG. 21. — Variations chez M. feytaudi de la date du début des sorties des mâles, des points 25 p. 100, 50 p. 100, 74 p. 100 et de la fin des éclosions en 10 points réparties dans les Maures (année 1972).

TABLEAU 5

Ecarts pour une même année entre les parcelles d'études les plus précoces et les plus tardives des sorties de mâles de M. feytaudi. Evolution de cet écart sur 5 ans (région Maures-Estérel)

	Ecart en jours pour les points		
	25 p. 100	50 p. 100	75 p. 100
1969	18	12	15
1970	24	24	18
1971	23	27	26
1972	21	38	30
1973	17	17	18

10 points la date du début et de la fin des sorties ainsi que les points 25 p. 100, 50 p. 100 et 75 p. 100. On peut constater de faibles différences (10 jours) d'une parcelle à l'autre en ce qui concerne le début des sorties ; cet écart est beaucoup plus important pour les autres périodes : 21 jours pour les points 25 p. 100, 38 jours pour les points 50 p. 100, 30 jours pour les points 75 p. 100, et seulement 15 jours pour la date de fin des sorties. Ces écarts correspondent à un cycle étalé. Le tableau 5 montre les variations de l'écart

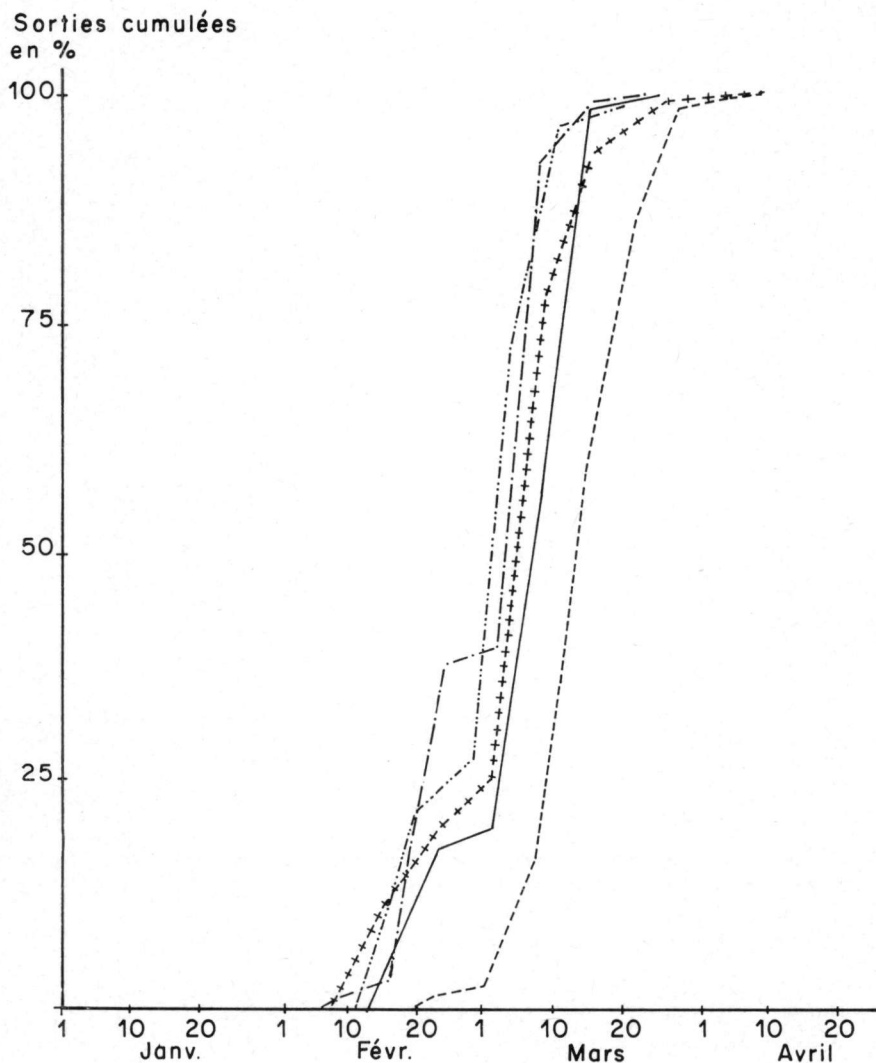


FIG. 22. — Courbe d'activité des mâles de *M. feytaudi* en 1969 dans les Maures.

- Bouverie
- - - Bagnols
- + + + + + Rouet
- - - - - Malpasset (Callian après 1970)
- . - . - Canebières

entre parcelles sur 5 ans en 1969 et 1973, cet écart est souvent beaucoup plus limité qu'en 1972.

Il est difficile de classer les parcelles en précoces et tardives car d'une année sur l'autre, selon les conditions météorologiques l'ordre n'est pas le même. Une parcelle plus précoce de 4 à 5 jours peut devenir plus tardive d'une semaine l'année suivante ; ainsi la parcelle Campaux est en 1970-1971 et 1973 tardive, en 1972 elle se classe dans

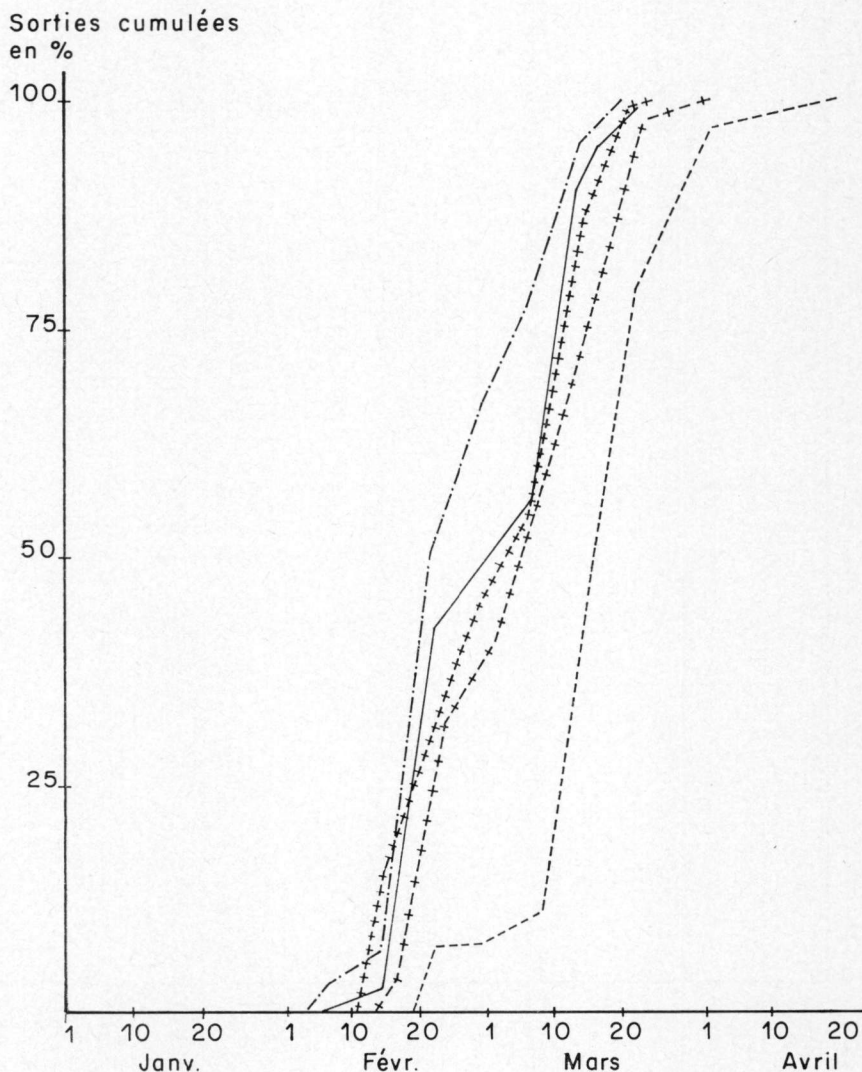


FIG. 23. — Courbe d'activité des mâles de *M. feytaudi* en 1970 dans les Maures.

- Boverie
- + — + — + — + — + — + Campaux
- + + + + + + + + + + + Rouet
- - - - - Malpasset (Callian après 1970)
- . - . - . Canebières

la moyenne. Ce phénomène se renouvelle plusieurs fois et pour plusieurs parcelles 5 années consécutives.

Il n'est donc pas possible, d'établir à partir des sorties étudiées en un point, la date probable des éclosions en d'autres points de la région Maures-Estérel, si ce n'est avec une approximation de l'ordre de 15 jours ; approximation trop importante s'il

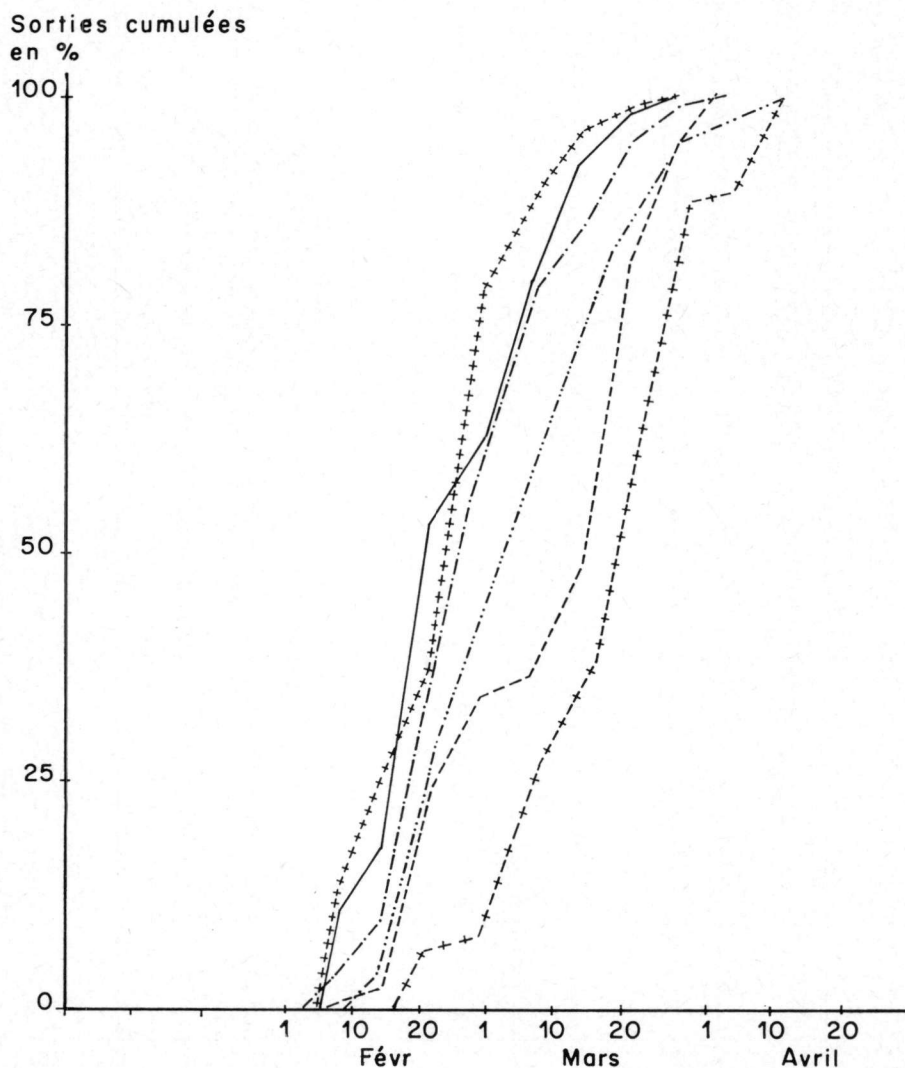


FIG. 24. — Courbe d'activité des mâles de *M. feytaudi* en 1971 dans les Maures.

- Bouverie
- Bagnols
- +--+ Campaux
- +++++ Rouet
- Malpasset (Callian après 1970)
- .-.-.- Canebières

s'agit d'établir un avertissement pour la région en vue d'un traitement chimique quelconque pour la lutte contre les femelles de *M. feytaudi*.

Cette approximation est aggravée par les variations de la phénologie dues à une grande hétérogénéité dans la densité des peuplements de pin de la région Maures-Estérel.

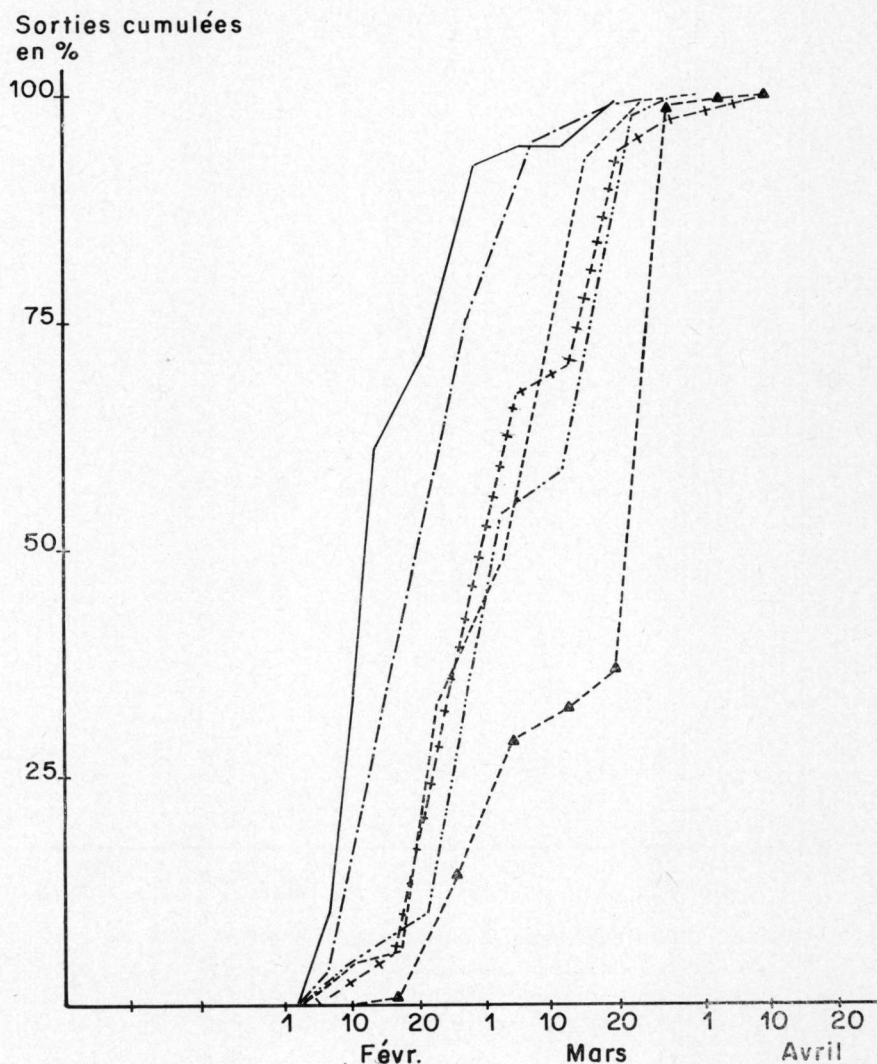


FIG. 25. — Courbe d'activité des mâles de *M. feytaudi* en 1972 dans les Maures.

- | | |
|---------------|--------------------------------|
| — | Bouverie |
| - - - | Bagnols |
| + + + + + | Campaux |
| + + + + + | Rouet |
| - . - . - | Malpasset (Callian après 1970) |
| - . - . - | Canebières |
| ▲ — — — — — ▲ | Réverencier |

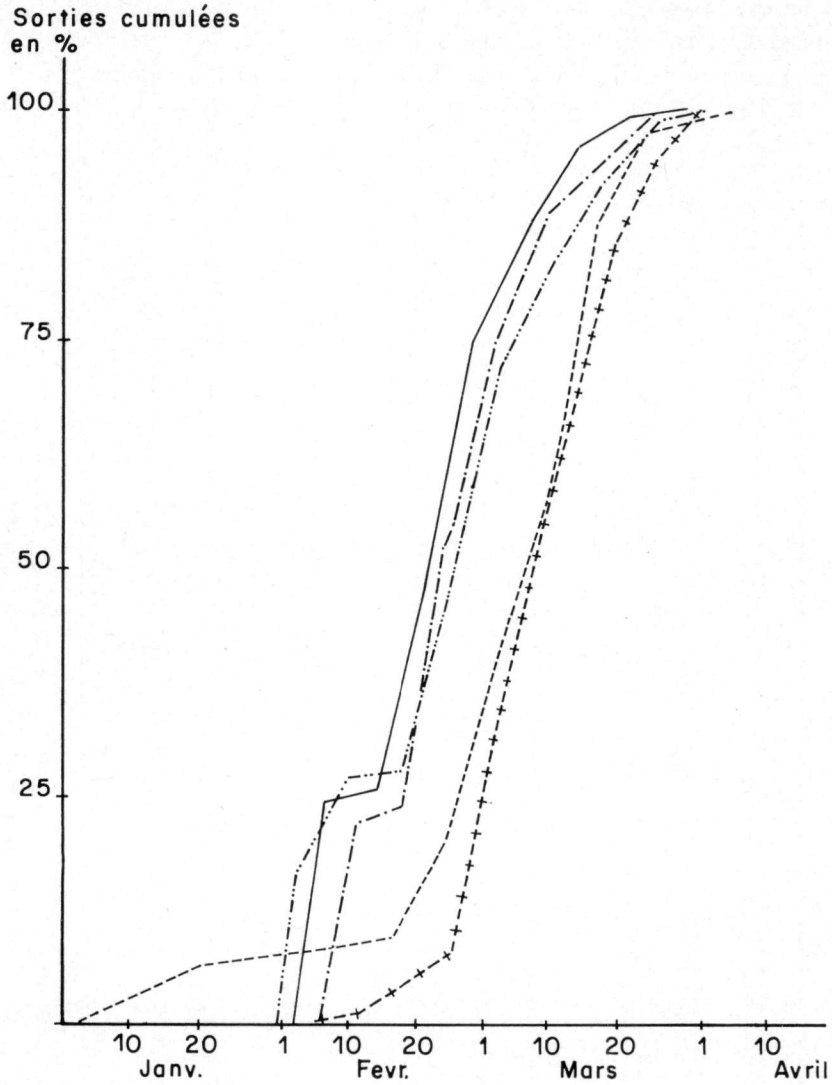
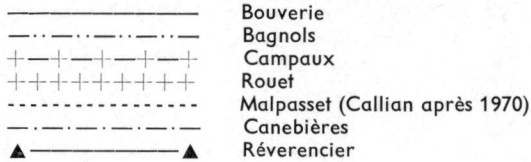


FIG. 26. — Courbe d'activité des mâles de *M. feytaudi* en 1973 dans les Maures.



5.63 Décalage de la phénologie des mâles et des femelles.

Souvent les premiers mâles apparaissent avant les premières femelles et les dernières femelles après la fin des sorties des mâles. Cette protandrie porte sur une période de 4 à 8 jours seulement et ne concerne en général que quelques pour mille de la popu-

lation totale, elle peut passer inaperçue dans certains cas, du fait du piégeage hebdomadaire. La figure 27 montre l'allure générale des éclosions des deux sexes dans une station souvent tardive (Campaux en 1969).

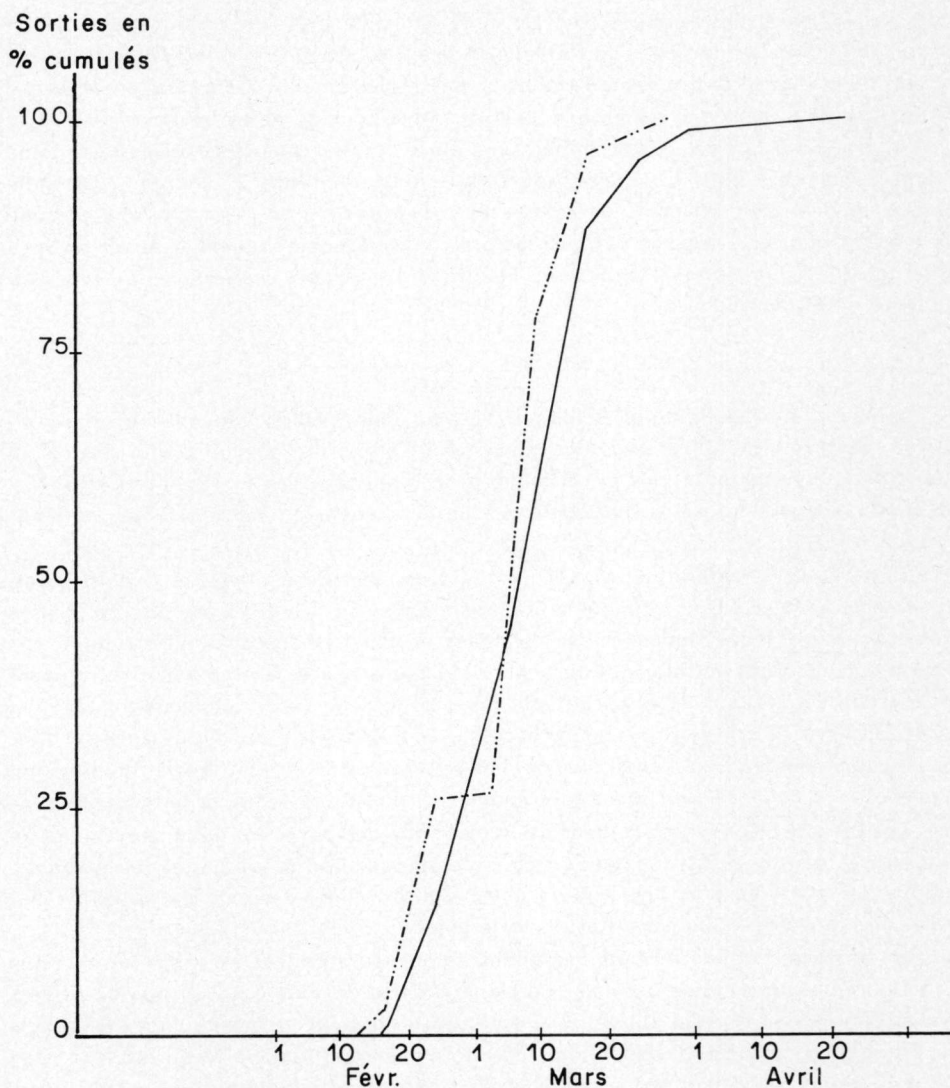


FIG. 27. — Rythme de sortie des mâles et des femelles de *M. feytaudi* dans la parcelle Campaux en 1969. (— · — · — mâles ; — femelles).

La population de larves de 2^e âge devant donner des femelles et la population de nymphes en cocon donnant des mâles ont des positions différentes sur l'arbre ; les premières vivent au fond des anfractuosités des écorces, les secondes sont groupées dans les grosses fissures du rhytidome et par là même peu protégées. La situation des

deux sexes dans des microclimats différents provoque dans certains cas un décalage sensible des périodes de sorties qui rend aléatoires pour une partie de la population les possibilités de rencontre des mâles et des femelles.

Ce décalage est parfois aggravé par le fait que les seuils thermiques pour l'éclosion des mâles et des femelles sont sensiblement différents. En pratique une partie de la population des mâles et des femelles ne peut se rencontrer ; le « taux des sexes écologiques », c'est-à-dire le nombre de mâles et de femelles *réellement* en présence se modifie d'une semaine sur l'autre au cours de la période de sortie, et de plus varie d'une parcelle à l'autre ; d'une année sur l'autre ce phénomène se produit avec une intensité variable dans les mêmes parcelles. Ainsi la figure 27 indique nettement qu'aux environs du 1^{er} mars les sorties de mâles ont été arrêtées par une période de froid et que les éclosions de femelles ont continué normalement. L'étude en sera faite dans une publication consacrée à l'examen du rapport des sexes et du potentiel biotique de *M. feytaudi*.

5.7 Conclusions sur la phénologie

Les résultats phénologiques fournis ici sont des résultats moyens basés sur un grand nombre de captures, à titre d'exemple l'étude de la phénologie des L1 a nécessité le comptage de plus de 10 millions de larves en 1969 et 3 millions en 1970 ; la phénologie des mâles est basée sur le dénombrement de 100 à 150 000 individus chaque année.

Cette étude phénologique suivie plusieurs années consécutives, en 5 à 10 points de la région Maures-Estérel, montre l'indépendance relative de l'évolution de chaque stade, en ce sens que des éclosions de mâles et femelles précoces n'impliquent pas obligatoirement des éclosions de larves de 1^{er} âge précoces et vice versa. Ainsi dans la parcelle « Campaux » les sorties de mâles et femelles sont relativement tardives et les éclosions de larves de 1^{er} âge précoces. Aucune liaison nette n'apparaissant dans ce sens il est évident que l'évolution de chaque stade est liée au microclimat immédiat c'est-à-dire à celui du jour, ou au maximum, à celui de la semaine précédente.

Les comparaisons entre années de la moyenne des parcelles de la région met en évidence la constance dans le temps de la date d'apparition des mâles et des femelles ; malgré un écart de plus de 15 jours entre stations chaque année, la moyenne des dates du point 50 p. 100 des sorties ne varie que de ± 4 jours sur 5 ans.

En général, l'écart entre les moyennes de plusieurs années est inférieur à l'écart entre parcelles une année donnée ; l'étalement de la période d'apparition des divers stades diminue en cours d'année : elle est importante pour les pronymphes (45 jours) moyenne pour les mâles et les femelles (35 jours) plus réduite pour les larves de 1^{er} âge (25 à 30 jours). Cet étalement correspond à la période totale des sorties (à l'exclusion des sorties hebdomadaires inférieures à 1 p. 100), souvent 50 p. 100 de la population éclot en une semaine (écart entre les points 25 p. 100 et 75 p. 100).

Certaines situations extrêmes (bordure littorale, altitude en orientation Nord) sortent des marges phénologiques indiquées ; elles n'ont pas ou peu été prises en compte du fait même de leur caractère trop particulier ne correspondant pas à celui des zones les plus boisées en Pin maritime.

Cette publication laisse aussi de côté les résultats des enregistrements microclimatologiques (mesures de températures sous-écorce) effectués en permanence durant

ces observations phénologiques, aspect qui sera traité dans une étude comparée de la phénologie dans plusieurs régions de France.

6. Conclusions

Cette première partie de l'étude de *Matsucoccus feytaudi* montre que l'insecte, agent primaire du « dépérissement » du Pin maritime dans le Sud-Est de la France existe dans la plus grande partie des peuplements de Pin maritime d'Europe et d'Afrique, indiquant ainsi qu'il peut vivre sur diverses provenances de pins dans leur aire d'origine ; ces provenances installées en plantations comparatives dans le Sud-Est ou le Sud-Ouest de la France et dans le Nord de l'Espagne, se comportent, en première analyse, de façon identique vis-à-vis de la cochenille. Il est important de considérer qu'un même niveau de population de la cochenille sur ces provenances n'implique pas qu'elles réagiront de façon identique. Cette analyse correspond à celle fournie par Riom *et al.* (1971), montrant l'importance des facteurs de régulation des populations de *M. feytaudi* liés aux microclimats.

Pour la plupart des stades de la cochenille et en un lieu donné 50 p. 100 des sorties se font en 8-10 jours, par contre l'hétérogénéité entre stations est plus importante. Une étude moyenne sur plusieurs années démontre la constance relative de la date d'apparition des divers stades au cours de l'année et souligne l'importance du décalage de la phénologie des mâles et des femelles sur le taux de multiplication annuel de la cochenille ; ce phénomène sera étudié dans les chapitres ultérieurs consacrés à la définition du potentiel biotique de l'espèce et à l'analyse de la dynamique de ses populations.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Remerciements

Ce travail effectué dans le cadre du département des Recherches Forestières de l'I.N.R.A. a été aidé par la D.G.R.S.T. (Comité Lutte Biologique, n° contrat 68.01.283. avenant 1-2-3) qu'il me soit permis de remercier MM. Daguin, Salmon-Legagneur, secrétaires généraux, et M. Grison Président du Comité.

Les prospections systématiques dans l'aire du Pin maritime n'ont été possibles que grâce à l'aide pour l'Espagne de MM. Torrent, Dafaue, Cadahia et Montoya, du « Servicio de Plagas Forestales » en Espagne ; pour le Maroc de M. Zaki, Directeur de la Station de Recherches Forestières de Rabat ; pour la Tunisie, M. Marion, Directeur de l'Institut de Reboisement de Tunis.

Summary

Biological and ecological study of Matsucoccus feytaudi, Ducasse, 1942
(Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) in the south-east of France.
General biology and phenology

After clearing up the question of the sea pine (*Pinus pineaster* Ait.) decay in the south-east of France caused by the casual introduction of *Matsucoccus feytaudi* Duc., the cartography of the species is studied in Europe and Africa : it is endemic in the greatest part of the sea pine populations. The investigation of the botanic specificity revealed that *Matsucoccus* is able to achieve its life-cycle on all the provenances of *Pinus pineaster* Ait but that the other pine species mixed here and there with *Pinus pineaster*, i. e. *Pinus sylvestris* L., *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinea* L., *Pinus nigra* Arn. are free from any attack.

Matsucoccus feytaudi is a monovoltine sexed species ; the phenology was studied from 1966 to

1974 in some ten research centres distributed in the Maures-Esterel area. The variation in space and time is studied for each stage, i. e larval hatching, the passage from the first to the second larval instar, pro-nymph, male and female hatching :

— larval hatching occurs in April-May and lasts 30 to 35 days in a research centre ; the divergence between the centres concerning the « 50 p. 100 occurrence threshold » reaches 15 to 20 days. The average data for the occurrence in the area seems relatively constant from one year to the other and lies between the 28 and 30st of April (in 1969-1970) ;

— the passage from the first to the second larval instar occurs during September ; the 50 p. 100 threshold is reached on about September the 25th ;

— the pro-nymph hatching begins at the end of December and goes on during January. The occurrences last 40 to 50 days in a given place and the divergence between the centres reaches 15 to 20 days. « The 50 p. 100 occurrence threshold » is reached on about the 10th of January ;

— the emergence of males and females takes place in February and March, the « 50 p. 100 occurrence threshold » for the yearly mean in the research centres of the area is reached on March the 2d with a divergence of ± 4 days. The divergence between the centres for a same year reaches 30 to 40 days. The slight protandry generally observed may under certain particular temperature conditions turn into an important phenological shift and act on the population dynamics of *Matsucoccus* in certain research centres.

The steadiest date of the whole cycle in time is that of the « 50 p. 100 threshold » of male emergence.

The phenology in a given place varies with the mesoclimate but also the microclimate related with the forest population density which is itself modified in time by the attack of *Matsucoccus* inducing the disappearing of a part of the population.

Références bibliographiques

- AUGHANBAUGH J., 1949. The *Matsucoccus* scale (*Matsucoccus gallicosus*) in pitch pine plantation. *Pa. Forest and Waters*, **1**, 182-186.
- ANDRE A., JOLY F., 1957. Forêts. Carte n° 19 de l'Atlas du Maroc.
- BEAN J. A., GODWIN P. A., 1955. Description and bionomics of a new red pine scale, *Matsucoccus resinosa*. *For. Sci*, **1**, 164-176.
- BILIOTTI E., RIOM J., 1967. Faune corticole du pin maritime : *Elatophilus nigricornis* (Hem. Anthracoridae). *Ann. Soc. Entom. France* (N. S.) **3** (4), 1103-1108.
- BLANCK A., 1966. Le rôle de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi* dans le dépérissement du Pin maritime de la forêt des Maures. *Phytoma*, **175**, 1-12.
- BLANCK A., GAYRAUD Y., 1969. Le dépérissement du Pin maritime dans le Sud-Est de la France par l'action de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi*. *Phytoma*, **207**, 2-12.
- BODENHEIMER F. S., NEUMARK (S.), 1955. The Israël pine *Matsucoccus* Turim Press Ltd., Jerusalem, 122 p.
- BORATYNSKI K. L., 1952. On the Biology of some British Coccoidea *Proc. R. entom. Soc. London* (A), **26**, 43-44.
- BORATYNSKI K. L., 1952. *Matsucoccus pini* (Green 1925) (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). Bionomics and external anatomy with reference to the variability of some taxonomic characters. *R. Entomol. Soc. London, Trans.*, **103** (9) 285-326.
- BORATYNSKI K. L., 1959. *Matsucoccus pini* (Green) in Norfolk. *Entomol. Mon. Mag.*, **95** (1145), 240.
- BOUVAREL P., 1960. Note sur la résistance au froid de quelques provenances du Pin maritime. *Rev. For. Fr.*, **7**, 495-508.
- CADAHIA D., MONTOYA R., 1967. *Matsucoccus feytaudi* Duc., un peligroso enemigo para *Pinus pinaster* Sol. en Espana. *Bol. Serv. Plagas Forestales*, **20**, 95-102.
- CADAHIA D., MONTOYA R., 1968. Prospeccion de *Matsucoccus feytaudi* Duc y *Matsucoccus pini* Green (Homoptera, Margarodidae) en la mitad Norte de Espana. *Bol. Serv. Plagas Forestales*, **22**, 133-134.
- CARLE P., 1968a. Le dépérissement du Pin maritime dans le Var. Epidemiologie. Symptomatologie. Cause primaire. *Rev. Fr.* n° 3, 135-203.
- CARLE P., 1968b. Attractivité des lésions provoquées par *Matsucoccus feytaudi* Duc. sur Pin Maritime à l'égard de *Pissodes notatus*, *Ann. Sci. Forest.* **25** (1) 25-33.
- CARLE P., 1968c. Méthode d'obtention massive des pontes de *Matsucoccus feytaudi* Duc. par piéges des femelles. *Ann. Sci. For.*, **25** (2), 57-68.

- CARLE P., 1971. Les phénomènes présidant aux successions d'insectes dans le dépérissement du Pin maritime du Var. Lutte biologique en forêt. Pont-à-Mousson. Nov. 1969. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° hors série, 177-192.
- CARLE P., 1973. Le dépérissement du Pin mesogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* Duc. Thèse, Université Bordeaux I, n° 377.
- CHARARAS C., 1962a. Causes et conditions du dépérissement du Pin maritime dans le Var. *C. R. Acad. Sci.*, **255**, 2826-28.
- CHARARAS C., 1962b. Les facteurs biologiques de la destruction du Pin maritime dans le Var. *C. R. Acad. Agr.*, **48**, 206-209.
- CHARARAS C., 1964. Le Pin maritime. Dépérissement général dans le Var. Etude du rôle des Insectes, des conditions climatiques, des facteurs biologiques. *Encyclopédie entomologique*. Série A. t., XL, 1 vol., P. Lechevalier Edit.
- CHAUTRAND L., ROUX L., 1964. A propos du dépérissement du Pin maritime dans les Maures. Controverses sur l'ancienneté du Pin maritime dans les Maures. *Rev. For. Fr.*, n° 6, 506-510.
- CONNOLA D. P. 1961. *Matsucoccus* scale (*M. resinosae*) in New York. *Soc. Amer. For.*, **18** (3), 2-3.
- DOANEC C., 1959. The red pine scale. *Conn. Agr. Exp. Sta. Circ.*, 207, 3-7.
- DUCASSE G., 1938. Quelques observations sur une Cochenille *Matsucoccus matsumurae* Kuwana. *Rev. Zool. Agric.*, **37** (9), 129-133.
- DUCASSE G., 1942. Notes sur *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera, Coccidae). *Rev. Fr. Ent.*, (8), 217-225.
- DUDA E. J., 1961. Some aspects of the biology and ecology of the red pine scale, *Matsucoccus resinosae* B. et G. *Doctoral dissertation, Univ. Mass.*
- DUDA E. J., 1962. The genus *Matsucoccus* with special reference to *Matsucoccus resinosae*. *Sci. tree Topics*, 11, 9, 1, 10.
- DUDA E. J., 1964. Survival of the red pine scale on cut logs. *Sci. Tree Topics*, **2** (10), 3-4.
- DUFF C. E., 1928. The varieties and the geographical forms of *Pinus pinaster* Soland in Europa and south Africa with notes on the sylviculture of the species. Union of South Africa. British empire forestry conference. *Australasia*, 1928, 56 p.
- DUGELAY A., 1963. Hypothèses sur le dépérissement du Pin maritime. *Rev. For. Fr.*, 614-625.
- FERRE Y. (de), 1971. Les pins maritimes au Maroc. Rapport de mission, Laboratoire forestier, Faculté des Sciences, Toulouse.
- FIESCHI V., 1932. Anatomie de la feuille chez les pins maritimes. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, **64**, 18 p.
- FIESCHI V., GAUSSEN H., 1932. Classification des pins maritimes. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, **64**, 10 p.
- HARTZELL A., 1956. Two new host of *Matsucoccus* bark scale. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* **18**, 281-282.
- HARTZELL A., 1957. Red pine scale with special reference to its host plants and coldhardiness. *Contrib., Boyce Thompson Inst.* **18**, 421-428.
- HERBERT F. B., 1921. The genus *Matsucoccus* with new species (*Hemip. Homopt.*). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **23**, 15-22.
- HERVE P., 1964. A propos du Pin maritime des Maures. *Rev. For. Fr.*, n° 8, 770-771.
- HERVE P., 1965. Le dépérissement des Pins maritimes des Maures. *Entomops*, **3**, 98-104.
- HUGUET del VILLAR E., 1933. Sobre el habitat calizo de « *Pinus Pinaster* ». *Boll. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **33**, 133-138.
- JOLY R., 1963. *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccidae, Margarodidae). Nouvelles stations en France. Son importance forestière. *Rev. For. Fr.*, n° 3, 203-207.
- MacCAMBRIDGE W. V., PIERCE D. A., 1964. Observations on the life historof the Pinyon Needle Scale *Matsucoccus acalytus* (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae) *Ann. Entomol. Soc. Amer*, **57**, 197-200.
- MacINTYRE T., 1956. *Matsucoccus resinosae* B. et G. on Red Pine in Connecticut. *Proc. Tenth Int., Cong. Entomol.* vol. 4., 369-371.
- MacKENZIE H. L., 1941. *Matsucoccus bisetosus* Morrison, a potential enemy of California pines. *J. Econ. Entomol.*, **34**, 783-785.
- McKENZIE H. L., 1942. A new species of *Matsucoccus* attacking pinon pine in California (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). *Microentomology*, **6**, 2-5.

- MacKENZIE H. L., 1942. Seasonal history of the Margarodid scale, *Matsucoccus bisetosus* Morrison, occurring on ponderosa and jeffrey pines in California (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). *Microentomology*, **7**, 19-24.
- MacKENZIE H. L., 1943. The seasonal history of *Matsucoccus vexillorum* Morrison (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). *Microentomology*, **8**, 42-47.
- MacKENZIE H. L., GILL L. S., and ELLIS D. E., 1948. The Prescott scale (*Matsucoccus vexillorum*) and associated organisms that cause flagging injury to ponderosa pine in the Southwest. *J. Agr. Res.*, **76**, 33-51.
- METRO A., 1958. Forêts. Atlas du Maroc. Section VI, Biogéographie, 157 p.
- MOLINA RODRIGUEZ F., 1965. Compartamiento racial del *Pinus pinaster* en el Nordeste de España. *An. Inst. For. invest. exper.*, **10**, Año 37, 221-238.
- MORRISON H., 1928. A classification of the higher groups and genera of the Coccid family *Margarodidae*. *USDA, Techn. Bull.*, **52**, 239 p.
- MORRISON H., 1939. Description of new species of *Matsucoccus* (*Hemiptera, Coccidae*). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **42**, 1-20.
- NICOLAS A., GANDULLO J. M., 1967. Ecología de los pinares Españoles. I. *Pinus pinaster* Ait. Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de investigaciones y experiencias. Madrid. 311 p.
- PARR T. J., 1939. *Matsucoccus* sp., a scale insect injurious to certain pines in the Northeast (*Hemiptera Homoptera*). *J. Econ. Entomol.*, **32**, 624-630.
- PARTRIDGE A. D., SCHENEK J. A., 1961. Dieback of Ponderosa pine in Northern Idaho. *Res. note n° 19 Coll. For. Univ. Idaho, Moscow, Id.*
- PLUMB G. H., 1950. A new and serious insect pest of red pine. *Conn. Agr. Exp. Sta. Spec. Circ.* 4 p.
- RICHARDS W. R., 1960. A new species of *Matsucoccus* Cockerell (*Homoptera, Coccoidea*). *Can. Entomol.* **92**, 179-181.
- RIEUX R., 1973. Contribution à la connaissance de la biologie et de l'écologie de *Matsucoccus pini* Green, 1925 (*Homoptera, Coccoidea, Margarodidae*). Thèse de doctorat de spécialité (Biologie appliquée, option écologie). Université de Provence.
- RIEUX R., 1975. La spécificité alimentaire dans le genre *Matsucoccus* (*Homoptera, Margarodidae*) avec référence spéciale aux plantes hôtes de *M. pini* Green. *Ann. Sci. For.*, **32**, n° 3.
- RIOM J., GERBINOT B., BOULBRIA A., FABRE J. P., 1971. Eléments de la bioécologie de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Coccoidea, Margarodidae*) et de ses prédateurs dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. « Lutte Biologique en Forêt ». Pont-à-Mousson, Nov. 1969. *Zool. Ecol. Anim.*, n° H. S., 153-176.
- RIOM J., 1976. Protandrie et décalage phénologique des deux sexes chez *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Coccoidea, Margarodidae*). *C. R. Acad. Sc.* (sous-presse).
- ROL R., 1933. Les races françaises de pin maritime. *Rev. Eaux For.*, 19-23.
- SCHVESTER D., 1967. Observations générales sur le dépérissement du Pin maritime dans les Maures. *Rev. For. Fr.*, n° 6, 374-384.
- SCHVESTER D., CARLE P., RIOM J., 1970. Le « Dépérissement du Pin maritime dans le Var ». Etat actuel du problème. *Rev. For. Fr.*, **22**, n° Spécial « La lutte biologique en Forêt », 240-245.
- SCHVESTER D., 1971. *Matsucoccus feytaudi* Duc. et « dépérissement » du pin maritime. « Lutte biologique en Forêt ». Pont-à-Mousson. Nov. 1969, *Zool. Ecol. Anim.*, n° H. S., 139-151.
- SIEWNIAK M., 1969. Über eine Schildlaus des Gattungs *Matsucoccus* als neuer, weitverbreiteter Schadfaktor der sog. « Kiefernsterbens ». *Arch. Forstwes*, **18** (9-10), 1043.
- TURNER N., 1955. *Matsucoccus* scale on red pine (*Pinus resinosa*). *Conn. Woodlands*, 20-58-59.
- VEYRET P., 1961. La destruction du Pin maritime par les xylophages sur la Côte des Maures (Var). Origine, amplitude des dégâts. Essais de traitement, Résultats obtenus. *Ann. Soc. Sci. Nat. Archéol. Toulon et Var*, 131-140.
- WATSON W. Y., UNDERWOOD G. R., REID J., 1960. Notes on *Matsucoccus macrocitrices* Richards (*Homoptera, Margarodidae*) and its association with *Septobasidium pinicola* Snell in Eastern Canada. *Can. Entomol.*, **92**, 662-667.
- TAKETANI A., 1972. Studies on a Margarodid scale, *Matsucoccus matsumurae* (Kuwana) (*Hemiptera, Coccoidea*). I ; *Bionomics. Bull. Gouv. For., Exp. Stn. Meguro ; Japan*, **246**, 1-9.

**Le métabolisme énergétique
des nymphes de *Pieris brassicae* (Lépidoptères)
au cours de la métamorphose et de la diapause ⁽¹⁾
Essai d'établissement d'un bilan**

J. FOURCHE, C. GUILLET, B. CALVEZ et G. BOSQUET

avec la collaboration technique de D. GUILLET
Département de Biologie Générale et Appliquée L.A. C.N.R.S. n° 243
Université Claude-Bernard, Lyon-I, 43, Boulevard du 11-Novembre-1918
69621 Villeurbanne

Résumé

La thermogenèse mesurée des nymphes de *Pieris brassicae* évolue suivant des modalités voisines de celles de la respiration aussi bien en développement continu qu'en diapause. Il existe une relation linéaire entre les deux phénomènes. Le mode d'estimation de l'influence de la chaleur de vaporisation de l'eau perdue par l'animal est discutée. La diapause qui abaisse l'ensemble du métabolisme améliore le rendement général des phénomènes énergétiques.

Les nymphes d'Holométaboles constituent un système dont les échanges avec l'extérieur se limitent aux échanges gazeux respiratoires et à une perte d'eau. En outre, elles dissipent sous forme de chaleur une partie de l'énergie libérée par la dégradation des substrats (Taylor et Crescitelli, 1937 ; Bell, 1940 ; Lemaître, 1972 ; Fourche et Lemaître, 1975), comme le font les différents stades du cycle vital des insectes (Prat, 1954, 1958, 1969 ; Coulon, 1965 ; Pavé, 1969). Pendant les métamorphoses de *Ceratitis capitata*, nous avons montré (Fourche et Lemaître, 1975) que cette perte d'énergie représentait entre 80 et 85 p. 100 du potentiel calorifique de l'oxygène absorbé. En outre, contrairement à ce que l'on peut observer chez les organismes en croissance dans lesquels l'énergie interne du système augmente (Zotin, 1972), il existe une relation linéaire entre thermogenèse et respiration au cours des métamorphoses. Pendant cette phase, il n'y a pas augmentation de l'énergie interne mais seulement transfert entre les différents compartiments.

La chaleur, chez tous les êtres vivants, peut être libérée à plusieurs niveaux des phénomènes énergétiques soit lors du couplage des phosphorylations oxydatives, soit lors de l'utilisation des composés phosphorylés dans la production des différents travaux chimiques, mécaniques ou de transport.

⁽¹⁾ Ce travail a bénéficié de l'aide du C. N. R. S., contrat d'ATP-Ecologie Physiologique, n° 1842.

Il nous a paru intéressant de voir quelle influence l'état de diapause pouvait exercer sur le rendement des phénomènes énergétiques. On sait que la diapause, mécanisme adaptatif programmé entraîne un abaissement considérable de la respiration (Schneiderman et Williams, 1953 ; Guillet, 1976), de la quantité des nucléotides adényliques (Guillet, 1976), de la protéosynthèse (Telfer et Williams, 1960), de la synthèse des acides nucléiques (Krishnakumaran et coll., 1967 ; Berry et coll, 1967), de la thermogenèse (Kalmes et Lepinay, 1974). Cette décroissance des diverses activités de l'animal aboutit finalement à l'établissement d'un véritable métabolisme d'économie. C'est sans doute un des rares cas, sinon le seul, où il est possible, chez les insectes, de parler d'un réel métabolisme de maintien.

C'est dans cette perspective que nous avons étudié un certain nombre de phénomènes, perte de poids, respiration, thermogenèse sur les nymphes de *Pieris* en développement continu ou en diapause.

Matériel et Méthodes

Les chenilles de *Pieris* ⁽¹⁾ sont élevées à 20 °C selon la technique déjà décrite (Guillet, 1976), soit en photopériode courte (8 heures d'éclairement quotidien) pour induire la diapause (Claret, 1968, 1972), soit en photopériode longue (16 heures d'éclairement) pour obtenir le développement continu.

Les animaux sont pesés immédiatement après l'exuviation larvo-nymphale et triés suivant leur sexe. Pour les deux types de mesure, des animaux de taille voisine ont été utilisés dans les deux modalités de développement (tabl. 1).

TABLEAU 1

Poids vif initial (exprimé en mg)

Les nymphes sont pesées dans les 10 mn qui suivent l'exuviation larvo-nymphale. Animaux utilisés ⁽¹⁾ pour les mesures de calorimétrie ⁽²⁾ pour les mesures de respirométrie. Le poids moyen initial des diapauses mesurées par Guillet était de 378,03 mg, sans distinction des sexes.

| | N | Poids vif | Ecart type |
|-----------|---------------------|-----------|------------|
| Diapauses | ♂ 14 | 386,45 | 0,066 |
| | ♀ 10 | 378,60 | 0,050 |
| Continu | ♂ ⁽¹⁾ 12 | 384,59 | 0,047 |
| | ♀ ⁽²⁾ 8 | 380,26 | 0,052 |
| | ♂ ⁽¹⁾ 11 | 385,75 | 0,061 |
| | ♀ ⁽²⁾ 8 | 381,18 | 0,059 |

La thermogenèse est mesurée à l'aide d'un micro-calorimètre Calvet-Prat en montage différentiel, étalonné en déviation (Pavé, 1969). Le bouchon des cellules est percé d'un orifice de 2 millimètres de diamètre. L'hygrométrie dans les cellules

⁽¹⁾ La souche de *Pieris* nous a été fournie par M. J. Claret, Laboratoire du C. N. R. S., Gif-sur-Yvette.

de mesure est de 40 p. 100 environ. Les animaux sont étudiés individuellement. Après une heure d'équilibration, la thermogenèse est enregistrée pendant 15 minutes. Entre les mesures, les chrysalides sont remises dans une étuve ventilée où l'hygrométrie est de 50 à 55 p. 100.

La respiration est mesurée à l'aide des respiromètres automatiques du laboratoire (Fourche, 1964 ; Fourche et coll., 1972). L'hygrométrie est de l'ordre de 92 p. 100 dans les cellules de mesures. Quatre nymphes non diapausantes de même sexe et qui ont toutes subi l'exuviation dans un intervalle de 15 à 20 minutes sont étudiées simultanément. Les animaux sont sortis quotidiennement du respiromètre et pesés à heure fixe. En ce qui concerne les nymphes diapausantes, nous avons repris les valeurs déjà publiées par Guillet (1976).

Les techniques d'extraction et de dosages des lipides totaux, du glycogène et du tréhalose sont celles utilisées par Calvez (1975).

Résultats

1. Evolution du poids vif (fig. 1)

Nous retrouvons les deux modes d'évolution du poids vif déjà décrit (Guillet, 1976 ; Souvras, 1976). La perte de poids vif est notablement plus forte chez les animaux qui subissent une hygrométrie plus faible. L'évolution pondérale est la même dans le calorimètre et dans l'étuve, la vitesse de perte de poids est, en effet, sensiblement identique.

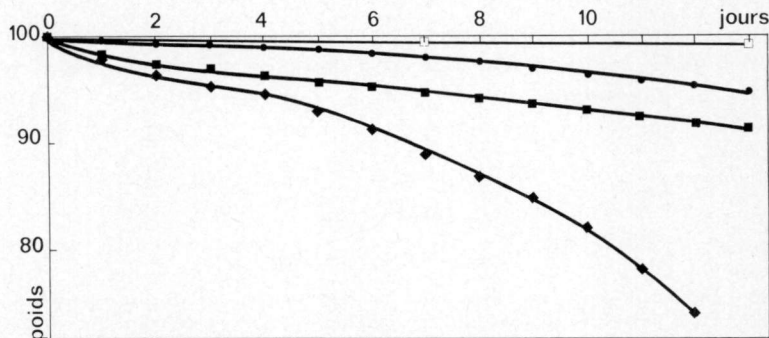


FIG. 1. — Evolution du poids vif des nymphes exprimé en pourcentage du poids vif à l'exuviation larvo-nymphale.

- diapausantes maintenues dans le respiromètre ;
- diapausantes maintenues dans l'étuve et le calorimètre ;
- développement continu dans le respiromètre ;
- ◆ développement continu dans l'étuve et le calorimètre.

2. Utilisation des réserves

Les mesures sont faites sur 4 ou 5 animaux traités isolément pour les lipides et ensemble pour le glycogène.

Chez les animaux non diapausants, les lipides totaux passent de 15,08 milligrammes/nympe ($\sigma = 0,81$) à la mue, à 11,65 ($\sigma = 0,82$) 7 jours après ; le glycogène de 9,13 à 0,200 milligrammes/nympe.

— Chez les animaux diapausants, les lipides totaux passent de 25,68 milligrammes/nympe ($\sigma = 3,59$) à 23,76 ($\sigma = 2,02$) après 14 jours ; la différence n'est pas significative ($t = 0,93$) ; le glycogène passe de 9,49 à 5,30 milligrammes/nympe.

Il est évident que de tels résultats ne donnent qu'une idée globale de l'utilisation des réserves mais ils ne permettent pas de savoir s'il existe des interconversions entre les diverses catégories de métabolites. Nos résultats ne sont pas en accord avec ceux de Moreau (1973), sans doute pour des raisons techniques. En première approximation, il semble que les animaux à développement continu utilisent des graisses et des sucres, les animaux diapausants seulement des sucres.

3. Respiration

Le seul fait à souligner par rapport à nos résultats antérieurs (Guillet, 1976) est que, chez les nymphes non diapausantes, la respiration des mâles est toujours légèrement supérieure à celle des femelles, qu'elle soit exprimée par nympe ou ramenée au poids vif (tabl. 2).

Le tableau 3 exprime la consommation horaire d'oxygène en calories calculées sur la base du coefficient thermique de l'oxygène 3,56 calories/gramme pour l'utilisation de glucides et de 3,29 calories/gramme pour celle de lipides (Kayser, 1963).

4. Thermogénèse

Des lots de 10 à 14 animaux (tabl. 1) sont utilisés. Compte tenu de la bonne reproductibilité des mesures (l'écart type n'excède jamais 8 p. 100 de la valeur moyenne) et pour éviter un éventuel effet défavorable des séjours répétitifs dans le calorimètre, les animaux d'un lot donné ne sont soumis à expérience que tous les deux jours.

Seuls les thermogrammes obtenus dans les 2 heures qui suivent l'exuviation et ceux précédant l'éclosion, présentent des accidents ; les autres sont parfaitement réguliers.

TABEAU 2

Thermogénèse et respiration

Les temps sont comptés à partir de l'exuviation larvo-nymphale. Les valeurs sont exprimées par nympe en millicalories/heure pour la thermogénèse, en microlitres/heure pour la respiration.

| Age | Thermogénèse mesurée | | | Consommation d'oxygène | | |
|-----------------|----------------------|---------|--------|------------------------|---------|--------|
| | ♂ | Moyenne | ♀ | ♂ | Moyenne | ♀ |
| Continu | | | | | | |
| 3 h..... | 661,49 | 654,78 | 648,06 | 140,70 | 139,92 | 139,13 |
| 4 j 1/2..... | 242,29 | 229,16 | 216,02 | 57,03 | 54,25 | 51,46 |
| 11 j..... | 634,57 | 612,39 | 590,20 | 130,81 | 127,16 | 123,50 |
| Diapause | | | | | | |
| 3 h..... | | 651,40 | | | 137,98 | |
| 4 j..... | | 122,62 | | | 32,51 | |
| 14 j..... | | 34,10 | | | 11,72 | |

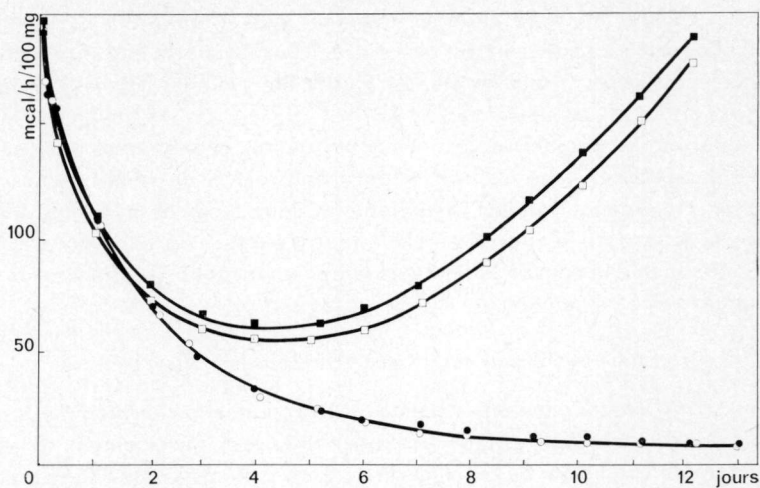


FIG. 2. — Evolution de la thermogenèse mesurée, exprimée en millicalories, heure et pour 100 mg de poids vif initial.

- mâles, développement continu ;
- femelles, développement continu ;
- mâles, diapause ;
- femelles, diapause.

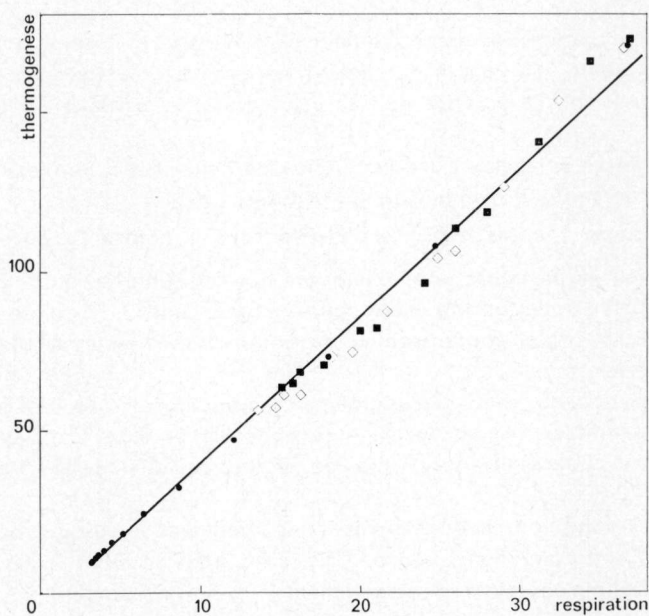


FIG. 3. — Relation thermogenèse-respiration. La seule droite tracée est celle correspondant aux animaux en diapause.

- diapause ;
- mâles, développement continu ;
- ◇ femelles, développement continu.

La thermogénèse mesurée chez les nymphes non diapausantes, exprimée par individu ou rapportée au poids vif, est plus élevée chez les mâles que chez les femelles. La différence entre sexes, si elle existe, est plus faible pour les animaux diapausants (tabl. 2).

Si l'on exprime les valeurs successives pour 100 milligrammes de poids vif initial, on retrouve des courbes dont les tracés sont très proches de ceux obtenus pour la consommation d'oxygène (Guillet, 1976) dans les deux types de nymphes. La courbe de diapause se sépare de la courbe en U 38 heures environ après l'exuviation (fig. 2). Nous avons éliminé de la courbe la fin du développement et l'émergence pour lesquels existe une assez forte variabilité.

5. Comparaisons thermogenese respiration (fig. 3)

Il existe, dans chaque cas, une relation linéaire entre la thermogénèse mesurée et la consommation d'oxygène. Les deux phénomènes sont fortement corrélés. On note les valeurs du coefficient de corrélation de 0,992 pour les mâles non diapausants, 0,993 pour les femelles non diapausantes, 0,997 pour les nymphes diapausantes. Les pentes des droites ne sont pas significativement différentes. Nous retrouvons chez *Pieris* une situation comparable à celle décrite chez *Ceratitis* (Fourche et Lemaître, 1975).

Discussion

A. Thermogénèse et perte d'eau

Classiquement, pour exprimer la chaleur dégagée par un animal, à la thermogénèse mesurée s'ajoute la quantité de chaleur nécessaire à la vaporisation de l'eau perdue par cet animal. Le plus souvent, la perte d'eau est assimilée à la diminution du poids vif.

Nos expériences permettent une évaluation de l'effet des échanges respiratoires sur la variation de poids suivant la relation (Kayser, 1962) :

$$\text{perte de poids} = \text{poids de CO}_2 \text{ et d'H}_2\text{O perdus} - \text{poids d'O}_2 \text{ absorbé.}$$

Si l'on admet, en première approximation, que les nymphes diapausantes n'utilisent que des glucides, elles offrent une situation simple. Leur Q. R. est alors théoriquement de 1. Il est possible, connaissant la consommation d'oxygène, de calculer le poids de CO₂ rejeté.

Trois heures après la mue, sur une perte de poids horaire de 0,24 milligramme (pour 100 milligrammes vif), la perte de carbone est de 0,02. Cette quantité n'est pas négligeable, la chaleur de vaporisation de l'eau est, en effet, de 584,9 millicalories/milligramme à 20 °C.

Bien que les conditions hygrométriques ne soient pas identiques entre respiromètre (92 p. 100) et calorimètre (40 p. 100), nous nous sommes livrés à ce calcul (tabl. 4). Ces résultats appellent immédiatement plusieurs remarques.

1. Nous avons vu que, peu après la mue larvo-nymphale, le poids vif (fig. 1) diminue, au cours du temps, selon une droite, alors que, dans la période qui nous occupe, la consommation d'oxygène offre une évolution distincte (Guillet, 1976). L'élimination du CO₂, sur la base du calcul utilisé, intervient de plus en plus faiblement dans la perte de poids ; dans ces conditions, on serait tenté de croire que la

perte d'eau augmente au cours du temps pendant la diapause. Or, des mesures directes (Souvras, 1976) montrent, au contraire, que la perte d'eau est parfaitement constante à partir du 4^e jour suivant l'exuviation. Il apparaît donc que la correction de la quantité d'eau éliminée n'est pas simple.

En outre, Moreau (1973) a mesuré le rejet de CO₂ qui est pour lui largement plus élevé que l'absorption d'O₂. Les valeurs du Q. R. sont alors nettement supérieures à 1. Il existerait donc à ce niveau des phénomènes supplémentaires qui ne sont pas nécessairement liés à l'utilisation des substrats mais qui interviennent dans l'élimination de CO₂ et par suite dans la perte de poids. Il serait nécessaire de les prendre en compte pour connaître la perte d'eau. Enfin, nous ignorons s'il existe un rejet de substances volatiles plus complexes.

2. La comparaison des tableaux 3 et 4 montre que la thermogenèse totale, comparant la chaleur de vaporisation, est toujours plus forte que le potentiel calori-

TABLEAU 3

Potentiel calorifique de l'oxygène (Pc) consommé calculé sur la base du coefficient thermique de l'oxygène : 3,56 cal/g pour l'utilisation de glucides et de 3,19 cal/g pour celle de lipides. Données exprimées en millicalories/heure et pour 100 mg du poids vif initial

| Type | Diapausantes | Non diapausantes | | | |
|----------|--------------|------------------|--------|---------|--------|
| Substrat | Glucides | Glucides | | Lipides | |
| Ages | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| 3 h | 172,95 | 175,32 | 172,95 | 162,02 | 159,83 |
| 1 j | 117,27 | 123,20 | 116,56 | 113,85 | 107,72 |
| 2 j | 85,29 | 99,51 | 92,40 | 91,96 | 85,39 |
| 3 j | 56,86 | 76,76 | 72,02 | 70,94 | 66,56 |
| 4 j | 40,75 | 71,08 | 63,97 | 65,68 | 59,12 |
| 5 j | 30,33 | 74,87 | 69,18 | 69,19 | 63,93 |
| 6 j | 24,17 | 83,87 | 76,76 | 77,51 | 70,94 |
| 7 j | 19,90 | 94,77 | 86,24 | 87,58 | 79,70 |
| 8 j | 18,48 | 113,72 | 102,82 | 105,10 | 91,56 |
| 9 j | 16,58 | 132,67 | 122,72 | 122,61 | 93,46 |
| 10 j | 16,11 | 147,84 | 137,41 | 136,62 | 99,22 |
| 11 j | 15,64 | 162,00 | 153,52 | 150,64 | 107,84 |
| 12 j | 15,16 | | | | |
| 13 j | 14,69 | | | | |

TABLEAU 4

Divers éléments de la production calorifique totale. Toutes les données sont exprimées en millicalories/heure, pour 100 mg de poids vif initial

| | Thermogenèse mesurée | Chaleur de vaporisation | Thermogenèse totale |
|------|----------------------|-------------------------|---------------------|
| 3 h | 170,0 | 130,43 | 300,43 |
| 1 j | 107,5 | 13,45 | 120,95 |
| 5 j | 23,5 | 11,00 | 34,50 |
| 8 j | 12,4 | 11,41 | 23,81 |
| 13 j | 8,9 | 11,99 | 20,89 |

fique de l'oxygène absorbé au même moment et à la même température. Le même phénomène se manifeste au cours du développement continu de *Pieris*, de *Ceratitis* (Fourche et Lemaître, 1975), de *Tenebrio* (Peakin, 1972). La quantité de chaleur liée à la vaporisation de l'eau est certainement surestimée par évaluation excessive de la quantité d'eau perdue mais aussi en raison de la complexité des processus physiques se déroulant à l'intérieur du calorimètre ; en particulier, nous ne savons pas s'il intervient une recondensation d'une partie de l'eau vaporisée sur la paroi de la cellule (Pavé, 1969).

3. Quoi qu'il en soit, il est invraisemblable que la nymphe dissipe une quantité de chaleur plus élevée que le potentiel calorifique de l'oxygène absorbé alors qu'il se déroule nécessairement un certain nombre de réactions endergoniques. En outre, il ne semble pas exister de métabolisme énergétique anaérobie pendant la diapause (Wyatt, 1968). La forte corrélation thermogenèse-respiration que nous observons va dans le même sens. Guillet (1976) a bien montré que le pool d'ATP diminue pendant la diapause rapidement d'abord, lentement ensuite. Même si l'ATP qui disparaît était utilisée à produire uniquement de la chaleur, hypothèse bien improbable chez des poecilothermes en particulier, ce serait encore insuffisant pour compenser la différence constatée.

4. Il est également logique de supposer que l'écart entre flux d'entrée et flux de sortie provienne d'une sous-estimation de la consommation d'oxygène. Il est hors de question de douter des qualités de nos respiromètres dans lesquels la mesure de l'oxygène est fondée sur la mesure très précise d'une quantité de courant d'électrolyse. On peut aussi invoquer une valeur erronée du coefficient thermique de l'oxygène.

Nous proposons une explication de tout autre nature. Nous avons déjà souligné qu'il existait une différence certaine d'hygrométrie entre respiromètre et calorimètre. Nous sommes donc conduits à supposer qu'un abaissement de l'hygrométrie entraînerait une augmentation au moins momentanée de tout le métabolisme énergétique des nymphes. En d'autres termes, une faible humidité agirait sur les différentes composantes du métabolisme, au niveau de la thermogenèse en augmentant la perte d'eau mais aussi au niveau de la respiration en augmentant la consommation d'oxygène. Les données bibliographiques sur cette question sont peu nombreuses et contradictoires (Edwards, 1953). A l'appui de l'idée avancée, nous avons mesuré la respiration de nymphes diapauses 14 jours après l'exuviation larvo-nymphale dans des conditions distinctes d'hygrométrie en plaçant dans les cellules du respiromètre de la potasse 10 N, 5 N et N. La consommation moyenne d'oxygène d'une nymphe, cumulée sur 24 heures, est respectivement de 961,1, 813,8 et 721,7 microlitres. Ces résultats préliminaires montrent bien un effet de l'abaissement de l'humidité relative sur la consommation d'oxygène.

5. Dans le cadre de notre hypothèse, le métabolisme comporterait donc deux composantes : l'une liée à la température, l'autre à l'hygrométrie. Pour simplifier, nous supposerons que ces deux composantes n'ont pas d'interférence réciproque.

B. Essai d'établissement d'un bilan

1. Dans les deux catégories de nymphes, le rapport T_m/P_c p. 100 (ou T_m est la thermogenèse mesurée, P_c le potentiel calorifique de l'oxygène absorbé en une heure) est élevé dans les heures qui suivent l'exuviation. Dans le cas du développement

continu, le rapport diminue légèrement pendant la phase descendante de la courbe en U et remonte ensuite ; chez les diapausantes, au contraire, la diminution est importante et progressive. Le 13^e jour, la thermogénèse mesurée ne représente plus que 60,59 p. 100 du potentiel calorifique de l'oxygène.

Il est à souligner que les valeurs les plus élevées du rapport T_m/P_c p. 100 sont atteintes à des moments où se manifeste une importante activité musculaire. En tout début de vie nymphale, l'animal présente en effet des mouvements abdominaux de recherche et de fixation des dernières fausses pattes sur le tapis de soie, leur substrat habituel ; à la fin, se situent les mouvements de préparation de l'émergence. C'est seulement à ces deux périodes que les thermogrammes offrent des accidents. Il est certain que l'activité musculaire s'accompagne toujours d'une forte production calorifique. On est en droit de se demander si le rendement du moteur-insecte n'est pas alors particulièrement mauvais. Cette explication n'est toutefois pas satisfaisante pour les valeurs du rapport supérieur à 100.

2. Le rapport $1 - T_m/T_c$ p. 100 — traduit finalement le rendement global de l'ensemble des phénomènes énergétiques comportant les processus de production et d'utilisation des nucléotides énergétiques. Il nous a paru intéressant de connaître l'évolution du rendement en fonction des demandes d'énergie. La consommation d'oxygène fournit une bonne image des demandes d'énergie. Bosquet a, en effet, montré que l'intensité respiratoire s'ajuste, pour une partie importante, aux besoins en énergie de l'organisme liés aux fonctions physiologiques comme la digestion (1972), et aux processus de synthèse (1976). Si l'on porte les valeurs successives du rendement en fonction de l'intensité respiratoire, dans le cas du développement continu, il apparaît une seule relation linéaire entre les deux paramètres. On peut supposer que les divers facteurs agissant sur le rendement conservent alors la même importance relative tout au long de la courbe en U du métabolisme.

Il n'en va pas de même chez les nymphes diapausantes. En effet (fig. 4), on observe d'abord une relation linéaire tout à fait comparable à celle obtenue pour les non diapausantes pendant les 7 premiers jours suivant l'exuviation larvo-nymphale. Au

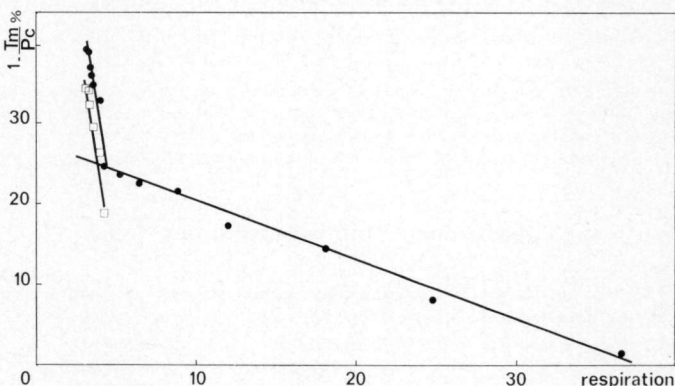


FIG. 4. — Evolution du rapport $1 - T_m/P_c$ p. 100 — en fonction de la respiration (nymphes diapausantes).

P_c (Potentiel calorifique de l'oxygène) calculé sur l'utilisation
 ● de glucides,
 □ de lipides.

8^e jour, le graphique montre une brusque rupture de pente. Il est possible que cet accident soit accentué par le mode de calcul, mais son existence est hors de doute.

Bien que la diminution constatée dans les lipides ne soit pas significative, nous avons néanmoins testé l'hypothèse d'un éventuel changement de substrat vers le 8^e jour. Il apparaît (fig. 4) que, même si la nymphe ne consommait plus alors que des lipides, la rupture n'en disparaîtrait pas pour autant.

Bien qu'au 8^e jour il n'intervienne pas d'accident dans l'évolution de l'intensité respiratoire ou de la thermogenèse, on peut cependant penser que c'est à partir de ce moment qu'est installé le régime métabolique caractéristique de la diapause. Ce régime métabolique présenterait l'avantage d'un meilleur rendement énergétique.

— La diapause se caractérise par de faibles besoins énergétiques et l'ensemble de la machinerie métabolique fonctionne à bas régime. On se trouverait alors en face d'une situation inverse de celle rencontrée dans les phases d'activité aiguë. Dans ces conditions, le rendement augmenterait lorsque le travail fourni diminue.

— Lorsque la diapause est installée, l'importance relative des différentes réactions endergoniques se modifierait. Les réactions à fort rendement deviendraient donc prédominantes dans le métabolisme de maintien.

— L'état de diapause s'accompagnerait d'une amélioration brutale du rendement de la production des molécules de mise en réserve de l'énergie ATP en particulier.

Rien ne nous permet de choisir entre les diverses hypothèses qui ne sont d'ailleurs pas exclusives l'une de l'autre. Cependant, c'est une idée particulièrement attirante que celle qui consiste à voir dans la diapause des mécanismes d'économie métabolique. Ces mécanismes, dans notre objet, se manifestent aussi bien sur la perte de poids, sur la respiration ou la thermogenèse que sur les rendements de phénomènes énergétiques.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Summary

*The energetic metabolism of the pupae of *Pieris brassicae* (Lepidoptera) during metamorphosis and diapause. Attempt to establish a balance*

In diapausing and non diapausing pupae of *Pieris brassicae* thermogenesis evolves in similar modalities as respiration. A linear relationship exists between the two metabolic processes. The way to estimate the influence of the vaporization heat of water lost by the animal is discussed. Diapause reduces the metabolism and improves the total yield of the energetic phenomena.

Références bibliographiques

- BELL J., 1940. The heat production and oxygen consumption of pupae of *Galleria mellonella* at different constant temperatures. *Physiol. Zool.*, **13**, 73-81.
- BERRY S. J., KRISHNAKUMARAN A., OBERLANDER H., SCHNEIDERMAN J. A., 1967. Effects of hormones and injury on RNA synthesis in saturniid moths. *J. Insect Physiol.*, **13**, 1511-1537.
- BOSQUET G., 1972. Evolution de la consommation d'oxygène au cours du jeûne chez *Bombyx mori*. Influence de la digestion et de la réalimentation. *Ann. Nutr. Alim.*, **26**, 121-131.
- BOSQUET G., 1976. Glycine incorporation during starvation in *Bombyx mori*. Relation to respiratory metabolism. *J. Insect Physiol.*, **22**, 541-545.
- CALVEZ B., 1975. Influence de la qualité nutritionnelle du substrat alimentaire sur la composition chimique des organes et leurs interrelations chez *Bombyx mori*. *Ann. Nutr. Alim.*, **29**, 259-269.

- CLARET J., 1968. Modifications physiologiques provoquées par la photopériode pendant la prédiapause chez la chenille de *Pieris brassicae*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **266**, 1156-1159.
- CLARET J., 1972. Période de sensibilité des chenilles de *Pieris brassicae* à la photopériode contrôlant la diapause. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **274**, 1055-1058.
- COULON J., 1965. La thermogénèse larvaire de *Bombyx mori* et ses modifications en fonction du jeûne. Thèse de Spécialité, Lyon.
- EDWARDS G. A., 1953. Respiratory metabolism. in *Insect Physiology*, D. D. Roeder Ed., Wiley, New York, p. 95.
- FOURCHE J., 1964. Un respiromètre électrolytique pour l'étude des pupes isolées de *Drosophila*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **98**, 475-489.
- FOURCHE J., FENOUILLET J. P., BOSQUET G., 1972. Un respiromètre électrolytique automatique. Application à la mesure de la respiration au cours de la mue de *Bombyx mori*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **106**, 143-158.
- FOURCHE J., LEMAITRE C., 1974. Le métabolisme énergétique au cours des métamorphoses de *Ceratitis capitata*. Relations thermogénèse-respiration. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **108**, 97-102.
- GUILLET C., 1976. Le métabolisme de diapause chez *Pieris brassicae*. Les nucléotides adényliques. *Ann. Biol.*, **15**, 77-90.
- KALMES R., LEPINAY J. P., 1974. Thermogénèse et rendement énergétique chez *Pimpla instigator* endoparasite des chrysalides de *Pieris brassicae*. Utilisation d'hôtes diapausants. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **278**, Série I, 3363-3366.
- KAYSER Ch., 1963. Bioenergetic. in *Physiologic* (I). Ch. Kayser éd., Flammarion, Paris.
- KRISHNAKUMARAN A., BERRY S. J., OBERLANDER H., SCHNEIDERMAN H. A., 1967. Nucleic acid synthesis during insect development. II. Control of DNA synthesis in the *Cecropia* silkworm and other saturniid moths. *J. Insect Physiol.*, **13**, 1-57.
- LEMAITRE C., 1972. Modifications de la thermogénèse relative de *Ceratitis capitata* au cours de la vie intrapuparielle à la suite d'irradiations X. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **275**, Série D, 687-690.
- MOREAU R., 1973. Recherches sur quelques aspects des phénomènes physiques, métaboliques et physiologiques qui accompagnent ou conditionnent l'expansion des ailes des Lépidoptères. Thèse Bordeaux.
- PAVE A., 1969. Etude des variations de la thermogénèse en fonction de la température chez *Ceratitis capitata*. Thèse de Spécialité, Lyon.
- PEAKIN G. J., 1972. The measurement of the costs of maintenance in terrestrial poikilotherms : a comparison between respiratory and calorimetry. *Experientia*, **29**, 801-802.
- PRAT H., Analyse microcalorimétrique des variations de la thermogénèse chez divers insectes. *Can. J. Zool.*, **32**, 172-147.
- PRAT H., 1958. Thermogénèse de *Periplaneta americana*. *Proc. tenth Intern. Cong. Entomol.*, **2**, 279-281.
- PRAT H., 1969. Calorimetry of higher organisms. in *Biochemical microcalorimetry*. H. D. Brown Ed., Acad. Press, New York, p. 181.
- SCHNEIDERMAN H. A., 1953. Physiology of Insect diapause. VII. The respiratory metabolism of the *Cecropia* silkworm during diapause and development. *Biol. Bull.*, **105**, 220-234.
- SOUVRAS M., 1976. Evolution du métabolisme respiratoire au cours de la métamorphose chez *Pieris brassicae*. Thèse de Spécialité, Lyon.
- TAYLOR I. R., CRESCITELLI F., 1937. Measurement of heat production of small organisms. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **10**, 93-110.
- TELFER W. H., WILLIAMS C. M., 1960. The effects of diapause, development and injury on the incorporation of radioactive glycine in the blood protein of the *Cecropia* silkworm. *J. Insect Physiol.*, **5**, 61-72.
- WYATT G. R., 1968. Biochemistry of Insect metamorphosis in W. Etkin, L. I. Gilbert ed., A.C.C. New York.
- ZOTTIN A., 1972. Thermodynamic aspects of developmental biology. Skarger, Bâle.

**Le puceron noir de la fève *Aphis fabae* Scop.
(Homoptère *Aphididae*) en Alsace :
Fluctuations de populations sur féverole de printemps
en relation avec les facteurs du milieu
(température, pluviométrie, aphidiphages, plante-hôte)**

Y. BOUCHERY

avec la collaboration technique de F. JACKY
Station de Zoologie, I.N.R.A., 28, rue de Herrlisheim, 68021 Colmar Cedex

Résumé

Les fluctuations de populations d'*Aphis fabae* ont été observées pendant 4 années sur la féverole. En 1972 et 1974 les pucerons s'installent précocement sur la féverole, dès le début du mois de mai. Début juin, les colonies comprennent respectivement 3 000 et 7 900 pucerons en moyenne. Par contre, en 1973 et 1975 l'installation est tardive et les colonies restent de petite taille. La température et la pluviométrie n'ont pas une influence sensible sur la taille des colonies, alors que le stade physiologique de la plante joue un rôle. La prévision de dégâts devra être fondée sur l'étude des pucerons sur leurs hôtes primaires.

Introduction

Le puceron noir de la fève *Aphis fabae* Scop. s'attaque à différentes plantes cultivées dont la betterave (*Beta vulgaris*), la féverole (*Vicia faba*), le pavot (*Papaver* sp.). C'est un puceron dioecique et holocyclique dans l'Est de la France. Il hiverne à l'état d'œuf déposé sur l'écorce de ses hôtes primaires qui sont des arbustes : le fusain d'Europe *Evonymus europaeus*, la boule de neige *Viburnum opulus* et le seringat *Philadelphus coronarius*. Au printemps, il colonise des hôtes secondaires dont les plantes cultivées citées plus haut, puis il passe sur de nombreux hôtes secondaires, généralement des adventices (*Chenopodium*, *Cirsium*), avant de regagner les hôtes primaires.

Sur la féverole, la déprédation peut être extrêmement importante. Les attaques sont spectaculaires : les pucerons forment un véritable manchon noir autour de la plante. Cependant, comme l'a montré Way (1967) en Angleterre, les niveaux de populations peuvent varier considérablement d'une année à l'autre, passant de

quelques dizaines de pucerons en moyenne par plante à plusieurs milliers. Les populations les plus importantes causent évidemment des dégâts. Les variations de niveaux de populations sont rapides du fait du mode particulier de reproduction de ces pucerons qui sont parthénogénétiques et vivipares ce qui, associé à une grande vitesse de développement permet à l'espèce de se multiplier très vite. Ceci implique pour l'observateur de procéder à de nombreuses observations rapprochées dans le temps.

Le travail rapporté ici porte sur les fluctuations de populations de 1972 à 1975 d'*Aphis fabae* sur un de ses hôtes secondaires : la féverole dans le Nord-Est de la France. L'action de la température, de la pluviométrie, des ennemis naturels et de la plante-hôte sur l'évolution des populations est analysée.

Cette étude a pour but d'établir les bases de la lutte contre *Aphis fabae* :

- 1) En établissant un système de prévision des populations de pucerons aboutissant à des avis de danger ou de non-danger pour la culture.
- 2) En définissant les modalités de l'intervention en cas de danger : date de traitement, mode d'application, choix du produit.

I. Evolution des populations

A. Méthode de recensement

Une étude bibliographique a été faite par Heathcote (1972) sur l'évaluation des populations de pucerons sur les plantes. Ici il ne sera fait état que des méthodes utilisées dans le cadre de l'étude. Tout recensement de populations de pucerons se subdivise en trois opérations : choix et prélèvement de l'échantillon végétal, récolte de la faune portée par les plantes et enfin dénombrement des divers stades de pucerons et du reste de la faune.

1) Choix et prélèvement de l'échantillon.

Choix des pieds de féveroles.

Les prélèvements ont été faits dans la région de Colmar sur des parcelles de 15 à 30 ares semées fin février début mars avec de la féverole (cultivar « Strube ») à un écartement de 0,4 mètre. Sur la parcelle étudiée, des prélèvements de pieds de féverole sont faits au hasard toutes les semaines. Le choix des pieds se fait en marchant entre deux lignes de féveroles en portant le regard au loin. Quand l'expérimentateur s'arrête, il prélève le pied qui est le plus près de sa main droite. Les prélèvements se font dans différentes rangées de façon à couvrir la surface du champ de façon homogène.

Nombre de pieds récoltés.

La première année (1972), 50 pieds de féverole ont été prélevés dans un premier temps, puis la proportion de pieds portant une colonie avoisinant 100 p. 100, l'échantillon a été réduit à 30 pieds.

L'année suivante, 1973, le pourcentage de pieds attaqués était faible et le prélèvement de 50 pieds s'est révélé insuffisant. La technique finalement adoptée est la suivante : avant l'arrachage de la féverole, l'observateur examine le pied choisi au hasard, si celui-ci ne porte pas de pucerons noirs, il est laissé au champ ; par contre si des pucerons sont présents, la féverole est prélevée. L'opération est répétée jusqu'à obtenir 30 pieds porteurs de colonies ; cependant si le taux d'infestation est très faible les prélèvements sont arrêtés après avoir examiné 200 pieds de féverole. Cette technique permet en cas de faible infestation d'avoir un nombre de colonies suffisant, et une bonne précision sur le pourcentage de féveroles attaquées.

La méthode de séparation de pucerons de leur plante-hôte et celle de dénombrement font l'objet d'une publication séparée (Rabasse, Bouchery).

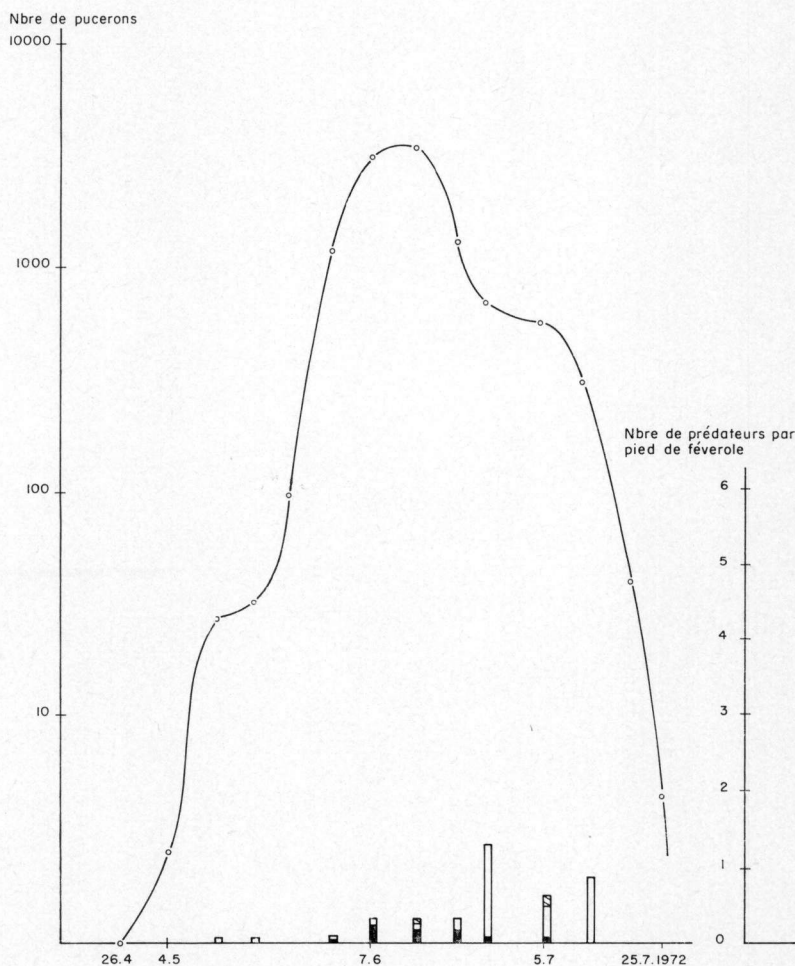


FIG. 1.

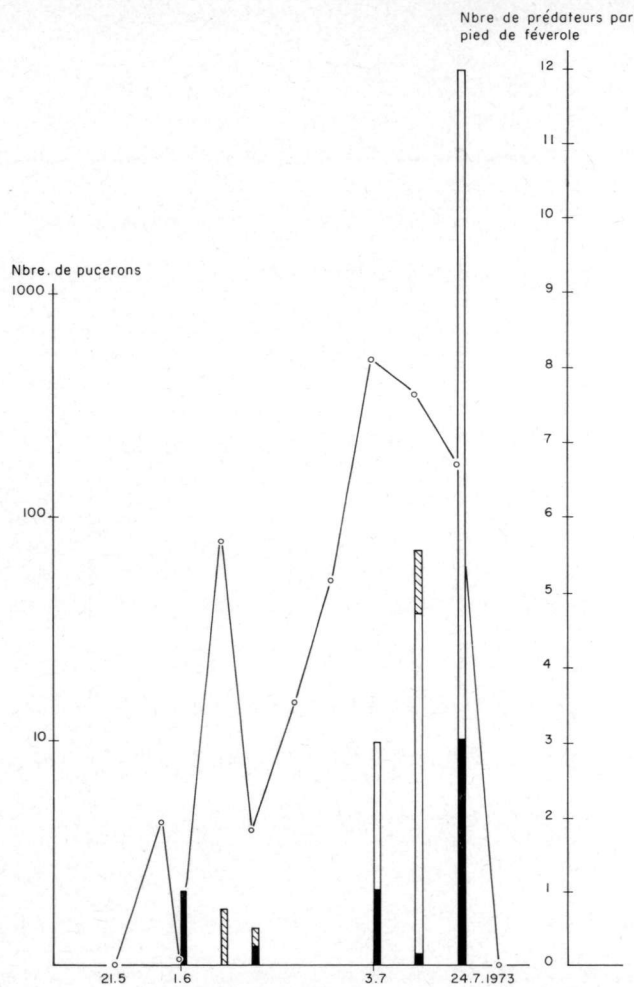


FIG. 2.

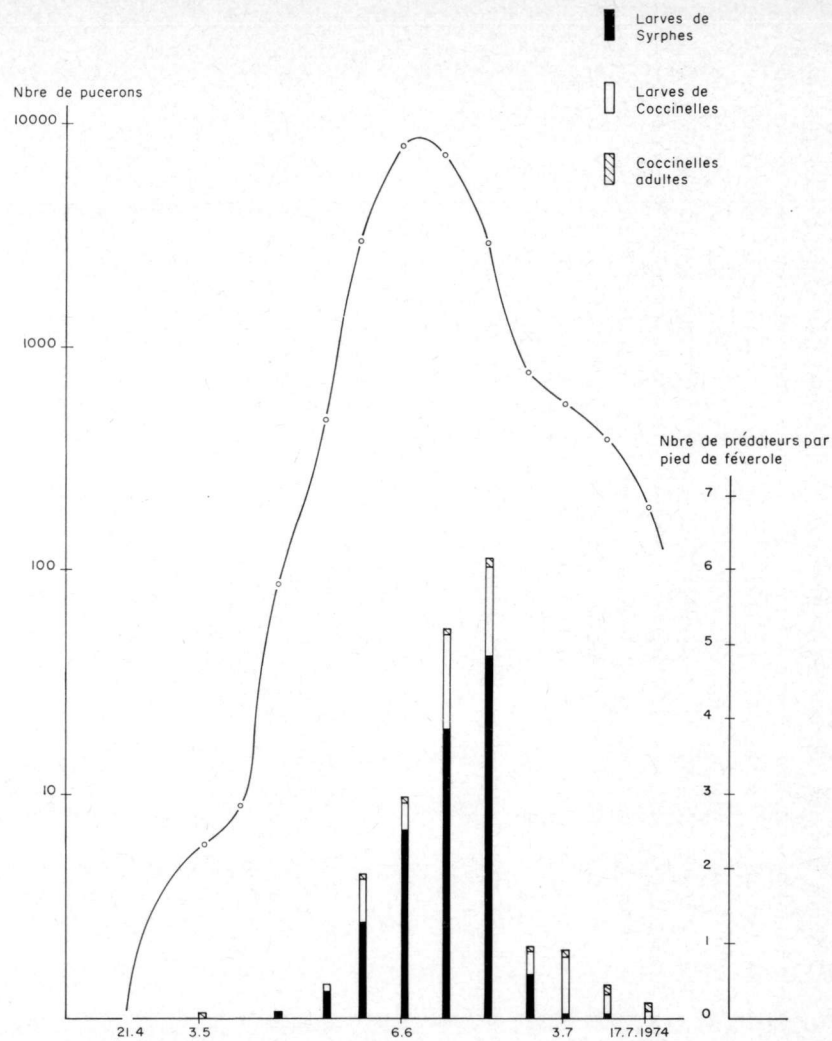


FIG. 3,

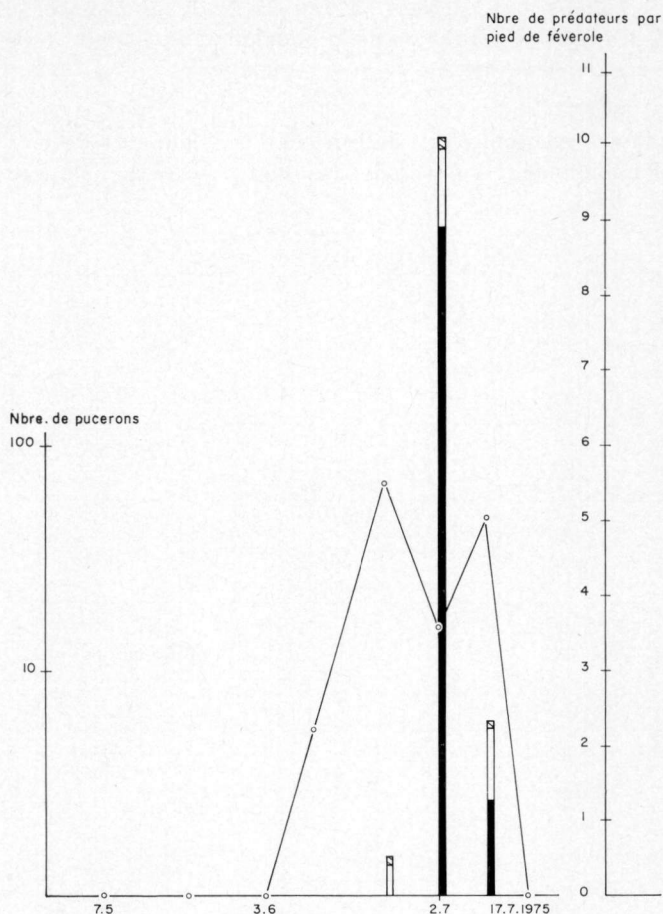


FIG. 4.

FIG. 1, 2, 3, 4. — *Evolution d'une colonie.*

L'évolution de la colonie moyenne est donnée en traits pleins. Une unité a été ajoutée à chaque effectif de colonie moyenne pour pouvoir représenter les zéros avec l'échelle logarithmique. Le nombre de prédateurs moyen par colonie est donné par l'histogramme bâton.

- ▨ coccinelles adultes
- larves de coccinelles
- larves de syrphes

B. Description des fluctuations de populations

Les pucerons ont des relations intraspécifiques importantes. La plus connue est l'influence de la densité sur l'apparition des ailés (Bonnemaison 1968). La densité de population a une action sur le comportement de leurs ennemis, notamment chez les coccinelles sur la quantité de pucerons ingérés (Hodek, 1973). Il est donc très important pour la compréhension de la biologie de suivre l'évolution de l'entité que constitue une colonie. La colonie, qui est constituée par les descendants de pucerons ayant investi une plante à la même époque, est confondue dans ce cas avec la population portée par un pied de féverole.

Cependant, comme tous les pieds ne sont pas porteurs de pucerons, l'évolution des colonies ne traduit pas l'évolution de la population du champ ; celle-ci sera analysée dans une deuxième partie.

1) Evolution des colonies.

La méthode de recensement est destructive, l'évaluation du devenir des colonies se fait par échantillonnage. A partir des résultats obtenus sur plusieurs colonies, il

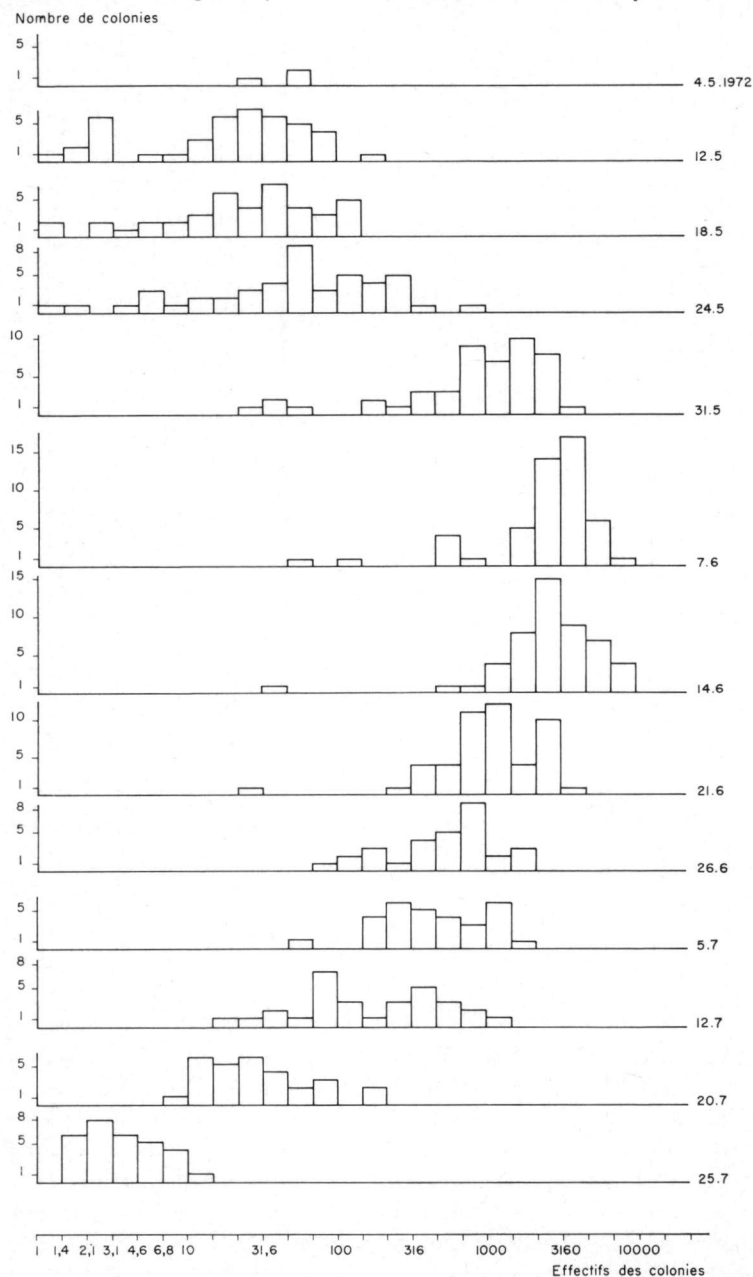


FIG. 5.

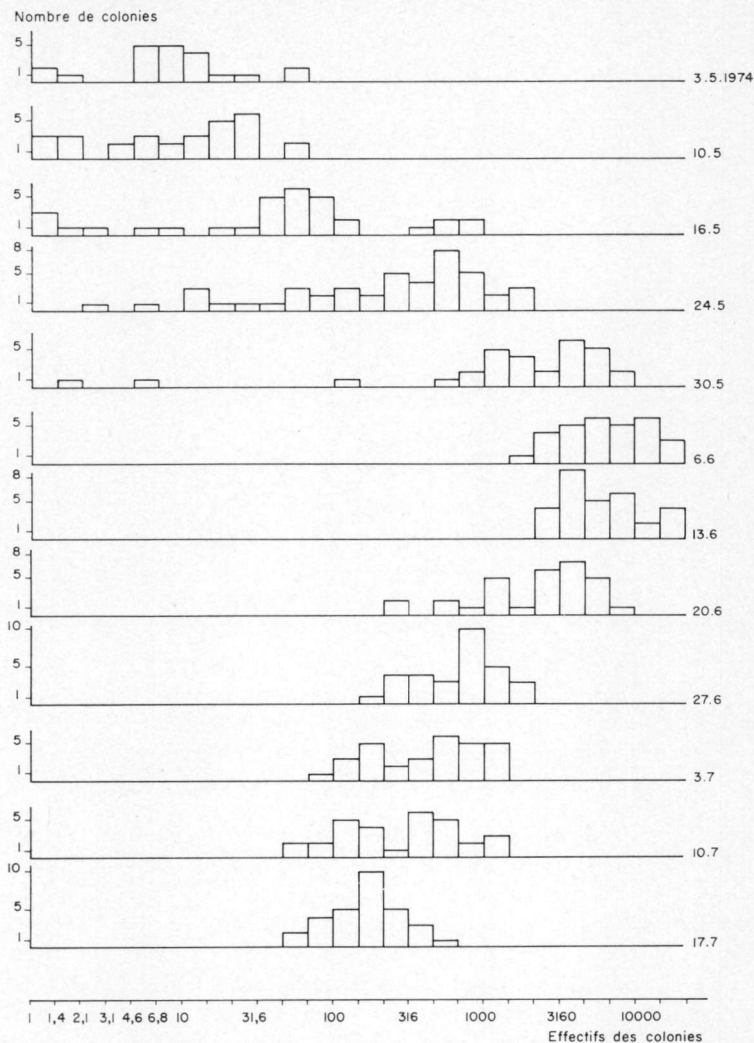


FIG. 6.

est possible de calculer la moyenne arithmétique des effectifs des colonies prélevées qui définit la colonie moyenne. Ceci se traduit par les figures 1, 2, 3 et 4. Cependant, cette manière de procéder ne fait pas perdre d'information, si les distributions sont gaussiennes et faiblement dispersées. L'observation des distributions montre que c'est rarement le cas, aussi les courbes des moyennes sont complétées par les histogrammes des fréquences par classe d'effectifs pour chaque prélèvement (fig. 5, 6, 7 et 8). Le nombre de prélèvements étant limité et les variations de l'effectif (nombre de pucerons) étant très grandes, la division des classes a été faite suivant une progression logarithmique. L'étude de l'évolution des colonies se fera par la comparaison des courbes et des histogrammes auxquels seront ajoutées des données sur la structure de populations (fig. 1, 10 et 11).

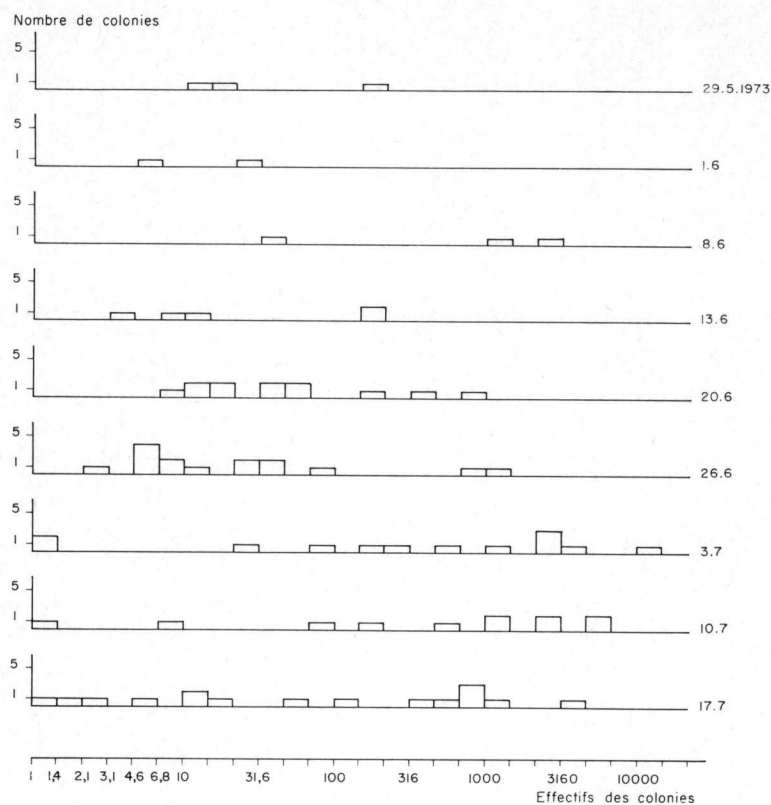


FIG. 7.

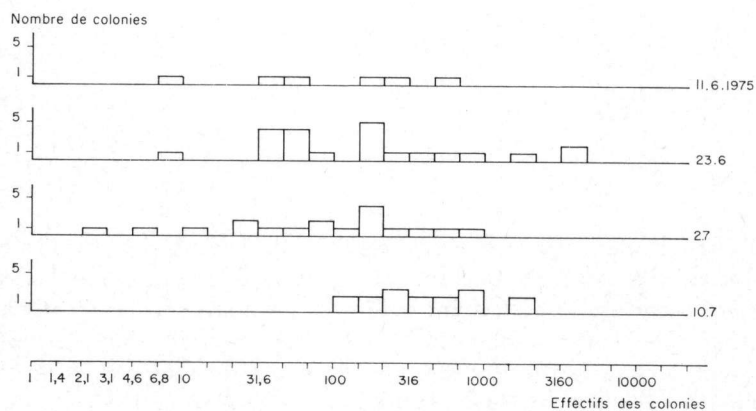


FIG. 8.

FIG. 5, 6, 7, 8. — Histogramme du nombre de colonies en fonction de l'effectif.

L'abscisse représente les classes logarithmiques correspondant à l'effectif des colonies de pucerons : en ordonnées est porté le nombre de colonies correspondantes. Chaque ligne correspond à un relevé.

% de la population
totale

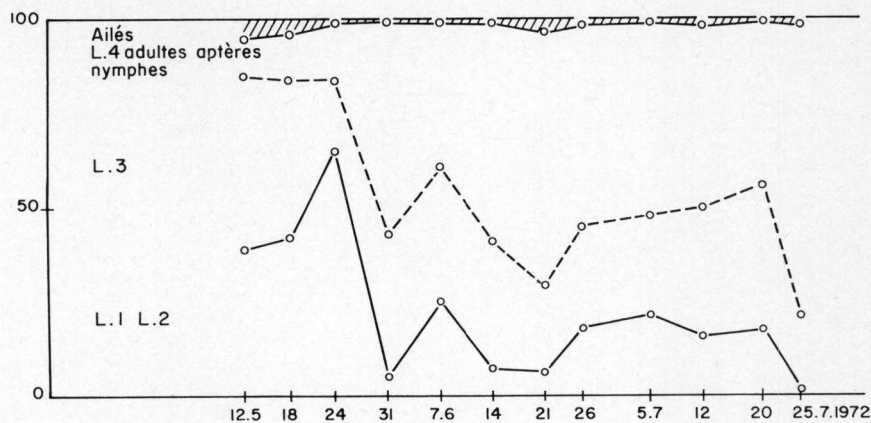


FIG. 9.

% de la population
totale

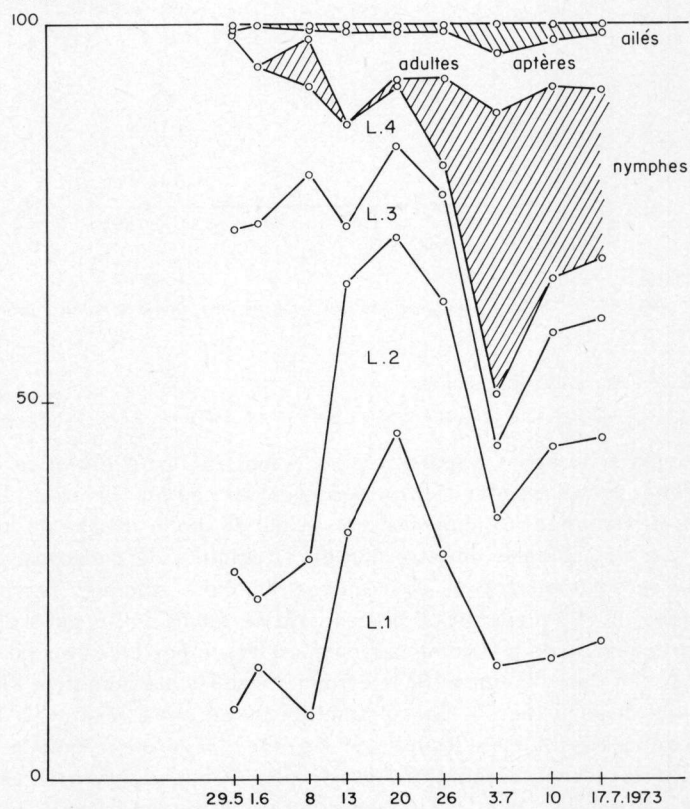


FIG. 10.

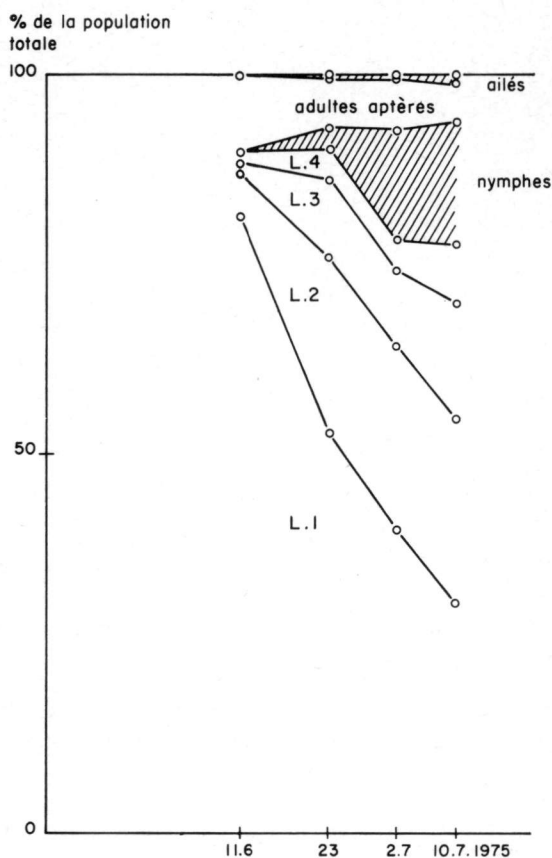


FIG. 11.

FIG. 9, 10, 11. — Fluctuation relative des différents stades d'*Aphis fabae*.

Analyse de l'évolution des colonies.

— Année 1972 (fig. 1, 5 et 9).

Les premiers pucerons apparaissent le 4 mai sur la féverole, ce sont les ailés exilés des hôtes primaires et les larves déposées par ceux-ci. Entre le 12 et le 18 mai, la situation est stationnaire, marquée par un palier sur la courbe de la figure 1. Le 24 mai le tiers des colonies dépasse plusieurs centaines de pucerons, néanmoins la colonisation se poursuit car le pourcentage de pieds atteints progresse jusqu'à 92 p. 100 (tabl. 1) et 7 pieds sur 50 portent encore moins de 10 pucerons (fig. 5). Le 31 mai la progression de la colonie moyenne est très importante passant à 1 214 pucerons, alors qu'il n'y en avait que 107 le 24 mai. Les ailés provenant de l'hôte primaire ont totalement disparu (fig. 9). La culmination a lieu entre le 7 et le 14 juin. A ce moment, réapparaissent des ailés qui sont nés sur la féverole comme le prouve, dans les colonies, la présence de nombreuses nymphes. Cependant, la proportion d'ailés est toujours peu élevée. Ceci s'explique par le comportement des ailés qui, lorsque les populations sont élevées, quittent rapidement la plante en ne déposant que peu de

larves (Shaw, 1973). Enfin à cette période la température dépasse souvent 20 °C avec une humidité moyenne, ce qui d'après le climatogramme établi par Müller et Unger (1951) permet le départ massif des ailés d'*Aphis fabae*. Les populations régressent rapidement dès le 21 juin pour disparaître complètement à la fin juillet. Cette régression est marquée par un palier du 26 juin au 5 juillet (fig. 1).

— Année 1974 (fig. 3 et 6).

Les premières observations de pucerons sur la féverole sont faites le 3 mai, c'est-à-dire comme en 1972. Entre le 3 et le 10 mai la colonie moyenne n'évolue pas (fig. 3), cependant le nombre de pieds attaqués augmente (tabl. 1), et la proportion des colonies portant plus de 10 pucerons est plus forte que le 3 mai (fig. 6). La situation change le 16 mai où comme en 1972 des pieds continuent à être colonisés, mais surtout apparaissent des colonies comprenant plusieurs centaines de pucerons. La culmination est atteinte le 6 juin sans qu'il y ait eu apparition d'ailés, mais dès cette date les ailés apparaissent et se manifestent pendant la phase de décroissance, qui comme en 1972, marque un palier entre le 27 juin et le 10 juillet.

L'évolution des 2 années est très semblable tant en ce qui concerne le parallélisme de l'évolution que le synchronisme. Les premiers pucerons apparaissent à la même date dans les premiers jours de mai. La culmination a lieu dans la deuxième semaine de juin, et les populations régressent aux mêmes dates. Le pourcentage de pieds attaqués par les pucerons atteint rapidement 100 p. 100. La seule différence notable entre les deux années est le niveau de population atteint, plus élevé en 1974 (7 900 pucerons en moyenne) qu'en 1972, où la moyenne n'est que de 3 000 pucerons. Ceci est vrai aussi pour les populations maximales où en 1972 les colonies n'ont jamais dépassé 10 000 pucerons alors qu'en 1974 des colonies ont atteint 20 000 individus (fig. 5 et 6).

— Année 1973 (fig. 2, 7 et 10).

Les pucerons ne sont apparus que le 29 mai (fig. 2). La chute de la courbe le 1^{er} juin n'a pas de signification biologique, elle est attribuée à l'imprécision de l'information due à l'échantillonnage. Par contre le pic du 8 juin correspond à l'observation de deux colonies de plus de 1 000 pucerons. Celles-ci sont des colonies comportant des nymphes et des ailés (fig. 10) dont l'évolution peut être comparée aux colonies formant la culmination de 1972 et 1974. Les ailés nés sur féverole recolonisent partiellement cette dernière et fondent de nouvelles colonies. Ceci provoque l'augmentation du nombre de pieds attaqués passant de 8 p. 100 à 22 p. 100 le 20 juin (tabl. 1). A cette date les colonies observées sont jeunes car elles comportent 45 p. 100 de L1 et 25 p. 100 de L2 (fig. 10). Les colonies vont, à partir du 20 juin, croître rapidement. Seules 5 colonies sur 13 vont dépasser 2 000 pucerons. La dispersion des effectifs à la culmination est beaucoup plus importante que pour les années 1972 et 1974. La population disparaît après le 17 juillet et à la même date que les 2 autres années.

— Année 1975 (fig. 4, 8 et 11).

Les premières colonies sont observées seulement le 11 juin (fig. 4). Ce sont des colonies jeunes où les L1 et les L2 représentent 80 p. 100 de la population (fig. 11). Le reste de la population est presque exclusivement constitué d'adultes aptères, ceux-ci étant probablement les descendants des ailés provenant des hôtes primaires qui ont

investi la féverole après l'observation du 3 juin. Dès le 23 juin apparaissent des nymphes et des ailés. La population régresse brutalement après le 10 juillet.

La date de la première colonisation a été encore plus tardive qu'en 1973. Les colonies n'ont que rarement comporté plus de 1 000 pucerons (fig. 8). Ici, comme en 1972-1973 et 1974, les populations ne se sont pas maintenues après la mi-juillet.

Il résulte de l'observation des fluctuations de populations de ces 4 années que 2 groupes d'années sont à distinguer :

1) 1972 et 1974, années où les féveroles sont attaquées précocement. Les effectifs des colonies sont très élevés. Il est intéressant de noter le parallélisme remarquable des deux courbes car il est peu probable que les paliers observés en progression et en régression soient dus à une imprécision de la mesure. Cette répétition des phénomènes indique qu'ils correspondent à une phase particulière de la biologie du puceron.

2) Années 1973 et 1975 : les attaques débutent tardivement et les effectifs des colonies restent modestes. Seuls quelques pieds portent plus de 1 000 pucerons.

Pour les 4 années d'observations, la régression a lieu à la même période. Les ailés n'apparaissent que dans les colonies importantes.

L'évolution des populations sur féverole correspond aux observations faites par Way (1967) ; cependant il faut remarquer que les attaques débutent un mois plus tard en Angleterre où certaines années elles se poursuivent jusqu'en août. Ceci correspond au retard de la végétation important en Angleterre par rapport à l'Alsace.

En ce qui concerne les variations interannuelles, celles-ci sont très marquées ; il n'a pas été observé d'années à populations moyennes (1 300 pucerons par pied) comme celles observées par Way (1967) en 1954 et 1960.

2) Evolution de la population du champ.

La proportion de pieds de féverole attaqués par les pucerons varie au cours de l'année et d'une année à l'autre dans des proportions importantes. La population du champ n'est donc pas représentée par l'évolution de la colonie moyenne. Cependant cette population est importante à connaître car elle traduit le niveau de population de l'espèce, donc le niveau des dégâts occasionnés à la culture. Cette population du champ peut être représentée par la population moyenne d'un pied obtenu en multipliant l'effectif de la colonie moyenne par le pourcentage de pieds attaqués. Le tableau 1 donne la proportion de pieds attaqués pour les quatre années.

En 1972 et 1974 seuls les premiers prélèvements montrent une disparité entre la colonie moyenne et la population moyenne, par la suite les 2 se confondent, car tous les pieds sont attaqués, ce qui donne au moment de la culmination des populations gigantesques estimées pour une densité de 400 000 pieds de féverole par hectare à $3,2 \times 10^9$ pucerons par hectare en 1974. Si le poids d'un puceron est estimé à 0,3 mg, cela représente une masse de matière vivante de l'ordre d'une tonne.

En 1973 et 1975 il y a une grande différence entre la population du champ et la colonie moyenne. En 1973, les colonies moyennes maximales sont de 1 900 pucerons tandis que le nombre moyen de pucerons par pied n'est que de 500. En 1975, la différence est encore plus forte puisque le rapport est de l'ordre de 1 à 10, 69 pucerons en moyenne alors que la colonie moyenne atteint 630 pucerons.

Au champ les colonies sont disposées par taches dont le centre est constitué par la colonie fondée par un exilé, tandis que les pieds alentours dans un rayon de quel-

TABLEAU 1

Pourcentage de pieds porteurs de pucerons Aphis fabae par rapport aux pieds examinés

| 1972 | p. 100 | 1973 | p. 100 | 1974 | p. 100 | 1975 | p. 100 |
|------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|
| 4-5 | 66 | | | 3-5 | 42 | | |
| 12 | 86 | | | 10 | 58 | | |
| 18 | 82 | | | 16 | 64 | | |
| 24 | 92 | 29-5 | 8 | 24 | 94 | | |
| 31 | 98 | 1-6 | 4 | 30 | 100 | | |
| 7-6 | 100 | 8 | 12 | 6-6 | 100 | | |
| 14 | 100 | 13 | 8 | 13 | 100 | 11-6 | 3 |
| 21 | 100 | 20 | 22 | 20 | 100 | 23 | 11 |
| 26 | 100 | 26 | 30 | 27 | 100 | | |
| 5-7 | 100 | 3-7 | 26 | 3-7 | 100 | 2-7 | 9 |
| 12 | 100 | 10 | 22 | 10 | 100 | 10 | 8 |
| 20 | 92 | 17 | 32 | 17 | 100 | | |
| 25 | 100 | | | | | | |

ques décimètres ont été investis par des aptères qui quittent la colonie initiale. En 1972 et 1974 la densité d'attaque par les exilés est telle qu'il y a confluence généralisée des pieds portant une colonie.

Le principal facteur de dispersion des pucerons après le vol des exilés est dû aux aptères. Les distances parcourues sont donc faibles. Les ailés n'apparaissent que dans des colonies importantes, donc tardivement, et si un faible pourcentage de pieds test recontaminé par des ailés, comme en 1973, les colonies ne deviennent pas importantes. L'intensité de l'attaque dépend de l'intensité du vol des exilés. L'évolution des populations sur hôte primaire est le facteur important dont dépendent les populations sur les cultures de féverole.

Deux types d'évolution de population se distinguent nettement :

- 1972 et 1974 où des populations importantes se développent précocement et où tous les pieds de féverole sont attaqués ;
- 1973 et 1975 où les populations apparaissent tardivement, se développant peu et où un faible pourcentage de féveroles est attaqué.

II. Facteurs agissant sur les fluctuations des populations d'*Aphis fabae*

Les niveaux de populations de pucerons sont influencés par différents facteurs abiotiques et biotiques, comme le mettent en évidence Bodenheimer et Swirski (1957), Van Emden *et al.* (1969), Way (1973). Il apparaît qu'il ne se dégage pas de règles générales concernant l'évolution des populations de pucerons. Les travaux menés sont consacrés à l'étude de l'action de différents facteurs de l'écosystème dans les conditions de l'Alsace sur les populations d'*Aphis fabae*.

1) Influence de la température

De tous les facteurs physiques de l'environnement, la température est considérée comme un facteur important agissant sur le développement des animaux poïkilo-

thermes. Il est possible de se rapporter à Bodenheimer et Swirski (1957) ou à la synthèse plus récente de Bursell (1974). La température agit de plusieurs façons sur les insectes, en perturbant le rythme des naissances, en modifiant la vitesse de développement et enfin à partir de certaines limites en tuant les insectes.

Une expérimentation réalisée sur *Aphis fabae* en laboratoire a permis de montrer que la température influence fortement la vitesse de développement comme le montre la courbe de la figure 12. Cette dernière a été établie avec des pucerons maintenus à des températures constantes en lumière continue et élevés sur des fèves en pot. Le développement est arrêté à environ 5 °C qui sera pris comme seuil de développement. La courbe de la durée de développement en fonction de la température est voisine d'une branche d'hyperbole équilatère, ce qui veut dire que sur une plage assez étendue de température (8 ° à 22 °C), il y a une liaison approximativement linéaire entre température et vitesse de développement, ce qu'il est possible de vérifier sur la courbe de vitesse de développement. Au-dessus de 22 °C, cette loi approximative n'est plus valable, la vitesse de développement passe par un maximum puis diminue. Ceci s'accompagne de taux de mortalité élevés dans l'élevage. Ces résultats sont légèrement différents de ceux trouvés par Tsitsipis et Mittler (1976) avec un élevage sur disques de feuilles.

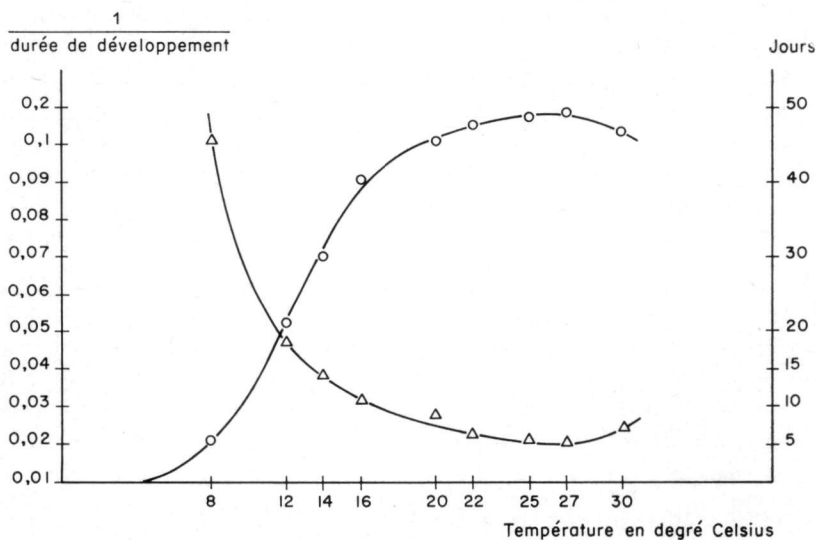


FIG. 12. — Influence de la température sur le développement d'*Aphis fabae* Scop.

△ durée de développement

○ vitesse de développement : $\frac{1}{\text{durée de développement}}$

a) Mesure de la température.

La température des pucerons dépend de nombreux facteurs comme le montre Bursell (1974) parmi lesquels le rayonnement joue un rôle important. *Aphis fabae* étant noir, son albedo est faible, ce qui augmente l'effet du rayonnement. L'évaporation d'eau nécessite des calories, c'est pour les pucerons une possibilité de régulation,

car ils ont la possibilité de libérer de l'eau sous forme de gaz (Banks et Macaulay, 1964 et Broadbent et Hollings, 1951).

Il est techniquement difficile de mesurer la température d'un puceron. La température mesurée est celle de l'air à 30 cm du sol dans la parcelle de féveroles où sont effectués les prélèvements. La sonde du thermomètre enregistreur et le bulbe d'un thermomètre à mercure de référence sont placés dans un abri ventilé à double paroi qui annule l'effet du rayonnement (Conus et Villele, 1970). La mesure de la température de l'air dans les conditions indiquées présente plusieurs avantages ; elle est commode, facilement standardisable, donne une température qui a une signification physique bien définie et elle est une approche de la température des pucerons meilleure que celle de l'abri anglais. Les écarts atteignent fréquemment plusieurs degrés.

b) Calcul des sommes de températures.

Il a été vu plus haut que dans une certaine plage de température, celle-ci agissait linéairement sur la vitesse de développement. Cette observation nous amène à calculer les sommes de températures (Durand, 1967). La méthode de la moyenne, couramment utilisée, consiste à utiliser la formule suivante :

$$\text{Nombre de degrés/jour} = \frac{t^{\circ} \text{ maximum} + t^{\circ} \text{ minimum}}{2} - \theta^{\circ},$$

θ° : Température du seuil de développement.

Ceci suppose que la surface, délimitée par la courbe de température et située au-dessus de la température moyenne, est égale à celle située en dessous de la température moyenne (fig. 13). Visiblement cela ne semble pas toujours réalisé. La méthode la plus précise consiste à utiliser un planimètre, cependant la configuration particulière des enregistrements (ordonnés en arc de cercle) nécessite l'emploi d'un planimètre particulier non disponible à notre station. De plus, l'emploi correct d'un planimètre est long. La méthode habituelle de la moyenne a donc été comparée à une méthode qui consiste à évaluer la surface de la courbe par tranches de 2 heures en prenant la température moyenne de chaque tranche ; c'est une meilleure appréciation de la surface délimitée par la température de seuil et la température enregistrée, donc de la somme de températures (fig. 14).

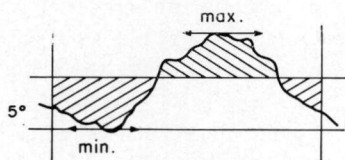


FIG. 13. — Intégration de la somme de températures par la moyenne du minimum et du maximum.

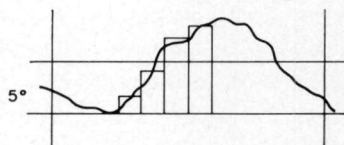


FIG. 14. — Intégration de la somme de températures par tranches de 2 h.

Le tableau 2 donne les sommes de températures journalières par les 2 méthodes pour 2 périodes différentes.

Les différences sont suffisamment importantes pour justifier l'emploi de la seconde méthode qui est plus précise. Les chiffres présentés par la suite sont calculés en intégrant les températures par tranches de 2 heures.

TABLEAU 2

*Comparaison des degrés/jour par la méthode de la moyenne
et par intégration par tranches de 2 h*

| Degrés/jours | | |
|----------------------|---------|---------------------------------|
| Date | Moyenne | Intégration par tranches de 2 h |
| 24 mai 1972..... | 5,5 | 5,1 |
| 25 mai 1972..... | 9 | 8,2 |
| 26 mai 1972..... | 10,5 | 11,9 |
| 27 mai 1972..... | 13 | 13,5 |
| 28 mai 1972..... | 11,5 | 7,7 |
| 29 mai 1972..... | 9 | 9,5 |
| 5 juillet 1972..... | 14 | 13,8 |
| 6 juillet 1972..... | 15 | 12,2 |
| 7 juillet 1972..... | 13,5 | 13,7 |
| 8 juillet 1972..... | 15 | 16,7 |
| 9 juillet 1972..... | 18,5 | 18,5 |
| 10 juillet 1972..... | 12,5 | 11 |
| 11 juillet 1972..... | 9,5 | 7,9 |

c) *Rôle de la température sur la population.*

Il a été montré expérimentalement au laboratoire qu'au-dessus de 5 °C environ, une augmentation de température entraîne une augmentation de la vitesse de croissance jusqu'à 25 °C. Dans la nature, la température joue-t-elle un rôle déterminant sur l'évolution des populations ? En fait, la situation est complexe car les températures sont très variables et elles dépassent fréquemment 25 °C. Il y a donc à la fois une action favorisante des températures au-dessus du seuil puis une action néfaste quand elles dépassent 25 °C. Gilmore et Rogers (1958) dans leur étude sur le maïs adoptent un système de pénalisation pour les températures élevées qui consiste à défalquer la période où la température a dépassé l'optimum. Cette méthode ne convient pas pour l'étude des pucerons car elle ne tient pas compte du phénomène irréversible qu'est la mortalité. De plus il est connu, que les températures variables n'ont pas la même action à sommes de températures égales que des températures constantes (Hagsturm et Hagsturm, 1970, de Reggi, 1972).

Afin de comparer l'évolution des colonies, il a été nécessaire de calculer un indice indépendant de la durée séparant deux observations et indépendant de la taille de la colonie. La formule suivante a été utilisée :

$$I = \frac{N_2 - N_1}{N_1 \times n}$$

où I est le taux d'accroissement moyen journalier rapporté à un puceron

N_1 est l'effectif de la colonie au jour de la 1^{re} observation

N_2 est l'effectif de la colonie au jour de la 2^e observation

n le nombre de jours séparant les deux observations.

Cette méthode donne l'augmentation journalière moyenne de population pour un puceron. Ces augmentations journalières moyennes par puceron sont données dans le tableau 3 auxquelles ont été associées les sommes de températures journalières moyennes, ainsi que le nombre d'heures où la température dépasse 25 °C.

Examinons la progression de la population au printemps 1972 (fig. 1) : dans la période du palier du 12 au 18 mai, l'accroissement I n'est que de 0,04 avec en moyenne 2,4 degrés/jour. Cette période froide semblerait être la cause de ce ralentissement. Or en 1974 du 3 au 10 mai, un accroissement I encore plus faible : 0,02 est obtenu pendant une période où le nombre de degrés/jour était double. Dans la phase ascendante après le palier, en 1972 du 18 au 24 mai, l'indice I est de 0,29 ; en 1974 du 10 au 16 mai, il est de 1,32, alors que le nombre de degrés/jours est sensiblement le même : 7,22 et 7,62. *La température ne semble pas être un facteur prépondérant.*

Dans la suite de la gradation, le raisonnement précédent ne peut plus s'appliquer car apparaissent les journées où la température dépasse 25 °C qui ont un effet antagoniste à celui attribué précédemment aux degrés/jour.

Dans la phase de régression de la population, malgré les sommes de températures importantes, la population décroît, ceci peut en partie être expliqué par les températures élevées. Cependant, il faut remarquer que malgré des périodes sans température élevée du 7 au 21 juin 1972 et du 6 au 13 juin 1974, les populations régressent.

TABLEAU 3

| 1972 | | | | | 1973 | | | | |
|--------|--------------------------------------|--------|-------|----|---------|--------------------------------------|--------|------|----|
| Date | Effectif
de la colonie
moyenne | I | S | H | Date | Effectif
de la colonie
moyenne | I | S | H |
| 4/5/72 | 5,2 | | | | 29/5/73 | 56 | — 0,23 | 13,4 | 7 |
| 12/5 | 31 | 0,62 | 7,5 | 0 | 1/6 | 17 | 5,47 | 13,3 | 20 |
| 18/5 | 39 | 0,04 | 2,42 | 0 | 8/6 | 668 | — 0,18 | 15,7 | 32 |
| 24/5 | 107 | 0,29 | 7,22 | 0 | 13/6 | 51 | 0,04 | 16,8 | 56 |
| 31/5 | 1 214 | 1,48 | 9,16 | 1 | 20/6 | 67 | 0,27 | 11,3 | 8 |
| 7/6 | 3 084 | 0,22 | 9,59 | 14 | 26/6 | 174 | 1,45 | 17,1 | 58 |
| 14/6 | 3 360 | 0,013 | 6,50 | 0 | 3/7 | 1 937 | — 0,02 | 18,6 | 66 |
| 21/6 | 1 301 | — 0,09 | 8,39 | 1 | 10/7 | 1 616 | — 0,09 | 16,7 | 54 |
| 26/6 | 694 | — 0,09 | 11,52 | 16 | 17/7 | 548 | | | |
| 5/7 | 572 | — 0,02 | 12,17 | 23 | | | | | |
| 12/7 | 302 | — 0,07 | 13,30 | 36 | | | | | |
| 20/7 | 40 | — 0,14 | 19,63 | 34 | | | | | |
| 25/7 | 4,3 | — 0,18 | 15,82 | 31 | | | | | |

TABLEAU 3 (Suite)

| 1974 | | | | | 1975 | | | | |
|--------|--------------------------------------|---------|-------|----|---------|--------------------------------------|--------|------|----|
| Date | Effectif
de la colonie
moyenne | I | S | H | Date | Effectif
de la colonie
moyenne | I | S | H |
| 3/5/74 | 13 | | | | 11/6/75 | 183 | | | |
| | | 0,022 | 4,76 | 0 | | | 0,20 | 12,0 | 35 |
| 10/5 | 15 | 1,32 | 7,62 | 0 | 23/6 | 626 | — 0,08 | 12,0 | 4 |
| 16/5 | 134 | 0,35 | 11,38 | 15 | 2/7 | 174 | 0,31 | 13,6 | 23 |
| 24/5 | 512 | 0,81 | 9,32 | 11 | 10/7 | 599 | | | |
| 30/5 | 3 012 | 0,23 | 12,51 | 28 | | | | | |
| 6/6 | 7 940 | — 0,011 | 6,84 | 0 | | | | | |
| 13/6 | 7 306 | — 0,086 | 11,21 | 16 | | | | | |
| 20/6 | 2 926 | — 0,11 | 13,89 | 41 | | | | | |
| 27/6 | 760 | — 0,045 | 12,13 | 10 | | | | | |
| 3/7 | 558 | — 0,041 | 13,31 | 43 | | | | | |
| 10/7 | 396 | — 0,073 | 14,03 | 31 | | | | | |
| 17/7 | 193 | | | | | | | | |

I = taux d'accroissement journalier par puceron.
 S = Somme de température journalière moyenne.
 H = Nombre d'heures où la température a dépassé 25 °C.

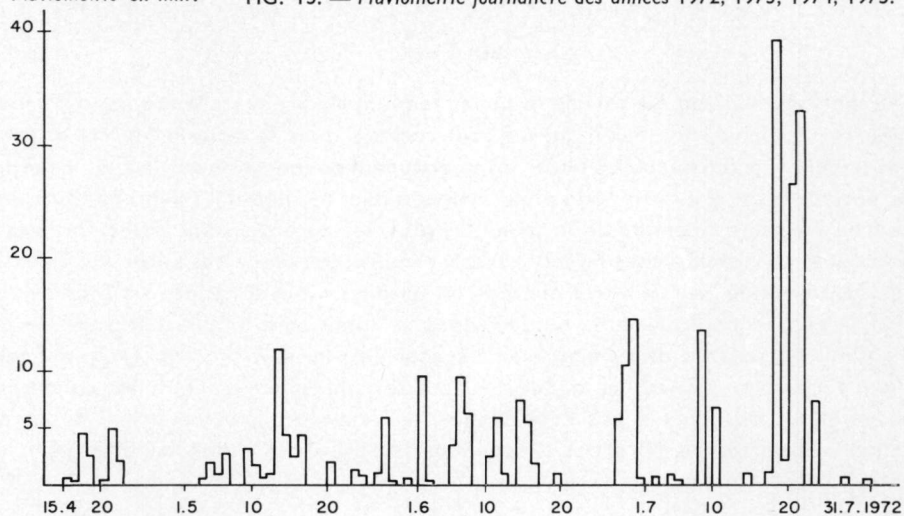
Dans les conditions de 1972 et de 1974, l'observation montre que la température n'a pas d'action évidente sur l'évolution des niveaux de populations. Il est possible que la courbe obtenue expérimentalement de la vitesse de développement n'ait pas la même forme dans les conditions de la nature. Les conditions d'alimentation sont très différentes et probablement plus favorables et de ce fait peuvent raccourcir les processus métaboliques, et ainsi diminuer l'influence de la température. Il n'est pas possible dans l'état actuel de nos connaissances, d'expliquer l'évolution des populations par l'action de la température.

2) Rôle de la pluviométrie

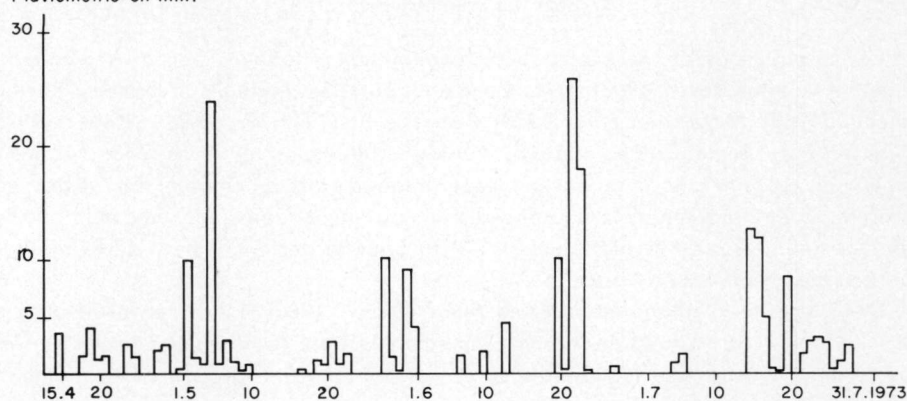
Les chutes de pluie sont généralement considérées comme ayant un rôle limitant des populations de pucerons. La figure 15 donne le relevé des pluies pour la période d'observations. Des pluies importantes pendant la période de progression, 12 millimètres le 13 mai et 6 millimètres le 28 mai 1972, 16 millimètres le 28 mai et 10 millimètres le 30 mai 1974, ne provoquent pas de réduction observable du nombre de pucerons et les courbes conservent leur parallélisme remarquable malgré ces pluies relativement importantes. Ceci n'est pas étonnant car *Aphis fabae* a un mode de vie

Pluviométrie en mm.

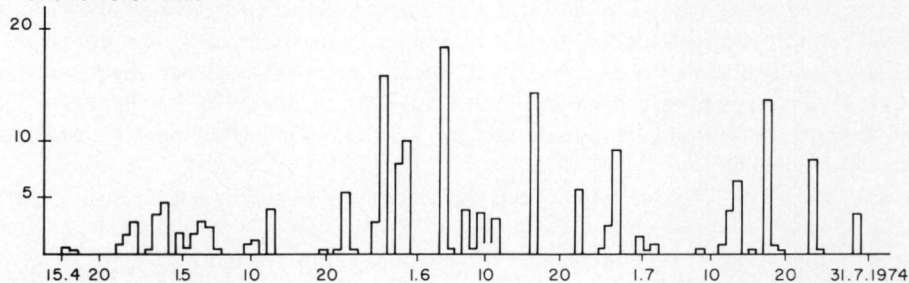
FIG. 15. — Pluviométrie journalière des années 1972, 1973, 1974, 1975.



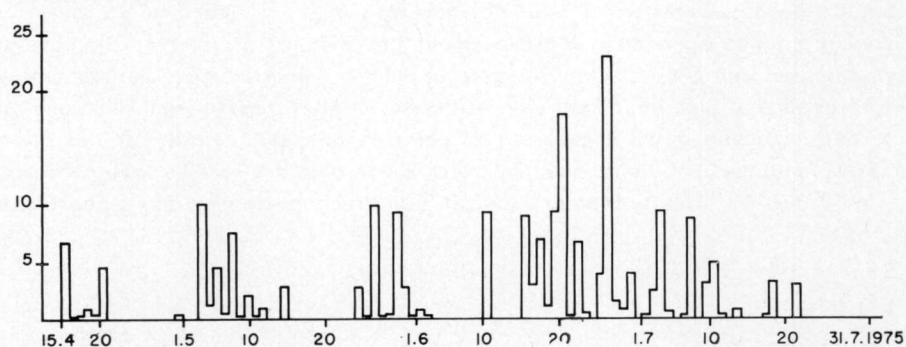
Pluviométrie en mm.



Pluviométrie en mm.



Pluviométrie en mm.



qui le met relativement à l'abri de la pluie. Pendant les premiers temps de la période de vie sur féverole, les jeunes larves sont cachées dans le bouquet terminal, puis après le palier de la courbe les pucerons se groupent en manchon sur la tige. Pendant cette période, ils sont exposés à la pluie, cependant les feuilles et les pétioles absorbent en partie l'énergie cinétique de la pluie. De plus, les pucerons sont fortement fixés à leur plante-hôte comme nous l'a montré la technique de récolte des pucerons. Ceux-ci ne se détachent de leur substrat que par un jet d'eau sous forte pression. Le séjour des pucerons pendant plusieurs minutes dans les tamis sous un courant d'eau ne les tue pas et il est possible de les mettre en élevage. Vers la mi-mai les pucerons gagnent la face inférieure des feuilles où ils sont à l'abri de la pluie. Dans les conditions d'observations où il n'y a pas eu d'orage très violent, la pluviométrie n'a pas eu d'action néfaste sur les pucerons. Cependant elle a eu une action bénéfique sur les plantes en lavant le miellat.

3) Rôle des ennemis naturels

Les populations de pucerons sont fréquemment attaquées par divers ennemis (Hagen et van den Bosch, 1968). *Aphis fabae* a lui aussi des ennemis nombreux. Berthelien *et al.* (1969), Missonnier *et al.* (1970), Robert *et al.* (1973), Rabasse et Robert (1975) ont observé en Bretagne des attaques d'entomophthorales sur *Aphis fabae* qui maintiennent les populations à un niveau économiquement supportable. En Alsace, les épizooties à entomophthorales n'apparaissent pas au champ, car les conditions climatiques définies par Missonnier *et al.* (1970) pour le déclenchement de la maladie n'ont pas été observées en Alsace.

Des parasites s'attaquent à *Aphis fabae* (Stry, 1966). Dans les prélèvements effectués, quelques dizaines de momies seulement ont été récoltées pendant 4 années. Le rôle des parasites est négligeable en ce qui concerne l'évolution des populations sur la féverole.

Les prédateurs sont en nombre plus important. Ceux qui sont rencontrés habituellement sont les coccinelles, larves et adultes, ainsi que les larves de syrphes. Quelques individus de la punaise *Orius majusculus** (Hétéroptères **Anthrenidae**) ont été trouvés pendant la première moitié du mois de juin 1972. Les figures 1, 2, 3 et 4 donnent l'évolution des populations de prédateurs parallèlement à l'évolution des colonies de pucerons.

En 1972 et en 1974 les populations de prédateurs apparaissent de façon appréciable 15 jours après le palier du début de progression. Les syrphes sont présents aux mêmes périodes, cependant en 1972 les populations restent faibles alors qu'en 1974 plus de 5 larves de syrphes, en moyenne, ont été observées par colonie. Le niveau de population des syrphes suit celui des pucerons avec un retard de 15 jours. Les coccinelles adultes apparaissent précocement dès que les premières colonies sont observées ; ce sont : *Coccinella 7punctata* et *Adalia bipunctata*. Les larves sont en nombre beaucoup plus important que les adultes et elles apparaissent plus tard que les syrphes. L'action des prédateurs n'est pas suffisante pour empêcher l'explosion démographique des populations de pucerons. Sur le plan pratique ils sont inefficaces.

En 1973 et 1975 les prédateurs sont en nombre important avant la régression.

* Nous remercions notre collègue G. Fauvel pour sa détermination.

En 1973, les coccinelles prédominent, alors qu'en 1975 ce sont les syrphes qui sont en plus en grand nombre.

Sur les 4 années d'observations, les coccinelles sont toujours présentes en nombre non négligeable. Cependant les populations de coccinelles au moment du vol primaire ne permettent pas de maintenir les populations de pucerons d'après les normes données par Hodek et al. (1965) qui sont, au moment de l'arrivée des pucerons, de 1 coccinelle pour 90 à 200 pucerons sur betterave dans les conditions climatiques de la Tchécoslovaquie. Par contre, les populations de syrphes sont variables d'une année à l'autre. Malgré des populations importantes en 1974, les prédateurs n'ont pas pu maintenir les niveaux de populations à un seuil tolérable. Leur efficacité est réduite puisque les populations de pucerons étaient plus importantes qu'en 1972. Les niveaux de populations de pucerons ne sont pas dans les conditions de l'Alsace déterminés par les auxiliaires. Cependant ceux-ci participent à la régression des populations et peuvent influencer sur le nombre de pucerons ailés qui quittent la féverole.

4) Influence de la plante-hôte

Les travaux de Ishag (1973) sur la féverole montrent qu'il y a des variations brutales de la physiologie de la plante. La formation des gousses coïncide avec l'arrêt de croissance de la plante, le taux d'assimilation est lui aussi affecté, enfin il y a une réduction du poids de matière sèche de l'appareil végétatif au profit des grains. Cette modification a lieu en Angleterre dans les conditions expérimentales de Ishag le 17 juillet. En Alsace, dans nos cultures, la modification physiologique se situe début juin et coïncide avec le début de la culmination.

Ces changements dans la croissance de la plante ne sont pas les seuls à intervenir et la quantité d'eau contenue dans les tissus diminue avec l'âge comme le montrent Kassam et Elston (1974). Ces modifications sont associées à des transferts de glucides et d'acides aminés vers les graines (Kipps et Boulder 1974). Or, les acides aminés ont un effet important sur la croissance des pucerons comme l'ont montré van Emden et Bashford (1971) pour *Brevicoryne brassicae* et *Myzus persicae* sur des choux de Bruxelles d'âges différents.

Il est remarquable que ces modifications de la physiologie correspondent à la régression des populations. Il est permis de penser que la féverole ne constitue plus par ses modifications physiologiques un hôte favorable aux pucerons, ainsi que l'a montré Weismann (1963) dans le cas de la betterave.

Régulations intraspécifiques.

Les relations intraspécifiques jouent un rôle important chez les pucerons. La taille de la colonie a une importance sur les possibilités de multiplication chez les pucerons grégaires (Way et Banks, 1967 ; Way, 1973). La multiplication est plus rapide pour les colonies comportant de 4 à 20 pucerons que pour des pucerons isolés. Quand les colonies deviennent plus importantes, la taille des pucerons est réduite. Les observations faites en Alsace concordent avec celles de Tokmakoglu (1964) et de Way et Banks (1967).

La réduction de taille s'accompagne d'une diminution de la fécondité comme l'a observé Way (1968) pour *Brevicoryne brassicae*. Le pourcentage d'adultes aptères étant sensiblement constant (fig. 10 et 11) chez *Aphis fabae* de même que chez *Brevi-*

coryne brassicae (Way, 1973), la réduction de fécondité provoque une réduction relative du nombre de jeunes larves dans les colonies de grandes tailles (fig. 9, 10 et 11).

A ces phénomènes d'ordre quantitatif est associée une modification qualitative de la population qui est l'apparition d'une forte proportion de nymphes à ptérothèque qui donneront des ailés. L'apparition d'ailés est due à la surpopulation comme l'a montré Bonnemaison (1951). De nombreux autres travaux ont confirmé cette observation (Hille Ris Lambers, 1966, Lees, 1966). La proportion d'ailés est toujours faible en comparaison de celle des nymphes à ptérothèques car les ailés quittent la féverole. La régression des populations est due en partie à cette exode des ailés, et à la régulation interne de la population due à la surpopulation.

Discussion — Conclusion

Dans le cas des années de fortes populations, 1972 et 1974, l'accroissement de la population est marquée par un palier. Celui-ci n'est pas dû à une influence climatique observée, mais à d'autres facteurs. En 1974, le vol d'émigration n'est pas terminé le 3 mai et jusqu'au 10 des ailés continuent à arriver et à fonder de jeunes colonies (fig. 6), ce qui abaisse la moyenne. C'est un facteur d'explication mais il ne s'applique pas à l'année 1972. La stabilisation des populations est liée à la structure de population qui comprend essentiellement les descendants des ailés exilés, qui sont encore des larves, et qui ne sont pas en mesure de se reproduire. Par contre le 24 mai (fig. 9) la génération née sur féverole est capable de se reproduire et il y a apparition de nombreuses jeunes larves. Enfin, les colonies de très petite taille se multiplient moins vite que les plus importantes. Le palier est suivi par une multiplication très rapide des pucerons jusqu'à la culmination. L'effectif au moment de la culmination est lui aussi indépendant des conditions climatiques. Le niveau de l'attaque est en relation avec la date d'apparition des pucerons sur féverole. Les années de vols tardifs les colonies ne se développent pas de façon importante, car elles ne disposent pas de conditions favorables suffisamment longtemps. En effet, l'évolution de la physiologie de la plante la transforme en un hôte peu favorable aux pucerons. Ceci est prouvé par les régressions observées au cours des années 1973 et 1975 où la densité de population est toujours restée faible ; les pucerons n'ont pas modifié de façon importante les plantes ; cependant les régressions ont eu lieu à la même date qu'en 1972 et 1974. La féverole en évoluant physiologiquement se transforme en un hôte défavorable.

Les ennemis sont en nombre très variable d'une année à l'autre. Leur arrivée tardive ne permet pas de contrôler efficacement les populations de pucerons. La seule influence notable qu'ils peuvent avoir porte sur le nombre d'ailés qui quittent la féverole.

La régression des populations dépend pour l'essentiel de la plante-hôte qui en évoluant ne convient plus à la croissance des pucerons. A ce facteur externe de régulation sont associés des facteurs de régulation interne à l'espèce qui sont l'apparition des ailés et la réduction de fécondité.

Pendant la période de développement des populations sur féverole dans nos conditions d'observation, il est montré que la température et la pluviométrie ne jouent pas un rôle décelable sur l'évolution des populations. L'observation de ces facteurs météorologiques ne permet donc pas de présager du devenir des niveaux de populations.

Les populations dépendent de la date et de l'importance du vol des exilés. L'étude d'une méthode de prévision doit se fonder sur l'observation d'*Aphis fabae* sur ses hôtes primaires, aussi c'est dans cette direction que porteront les travaux à venir.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Summary

Aphis fabae Scop. (Homoptère Aphididae) in Alsace. Populations fluctuations on spring horse bean according to the environmental factors (temperature, rain, natural enemies, host plant)

The fluctuation of *Aphis fabae* populations has been observed over a period of four years on horse bean. In 1972 and 1974 the colonies started forming at the beginning of May, numbering on average between 3,300 and 7,900 aphids at the beginning of June. However, in 1973 and 1975 settlement started later and the colonies remained small. Temperature, rain and natural enemies have no effect up on the size of the colonies whereas the stage of growth of the plant does have a definite influence. Losses of yield will be forecast by observing aphids on primary hosts.

Références bibliographiques

- BANKS E. J., MACAULAY E. D. M., 1964. The feeding, growth and reproduction of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba* under experimental conditions. *Ann. Appl. Biol.*, **53**, 229-242.
- BERTHELEM P., MISSONNIER J., ROBERT Y., 1969. Le puceron noir de la fève (*Aphis fabae* Scop. Homoptera, Aphididae) et la culture de la féverole de printemps (*Vicia faba* L.). Facteurs de limitation des populations de l'insecte et possibilités d'extension de la culture dans l'ouest de la France. *Ann. Zool. ecol. anim.*, **1** (2), 183-196.
- BODENHEIMER F. S., SWIRSKI E., 1957. The Aphidoidea of the middle east, Weizmann Sciences press of Israel, Jerusalem.
- BONNEMAISON L., 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. Thèse Paris, Ed. Dunod, Paris.
- BONNEMAISON L., 1968. L'effet de groupe chez les Aphides in L'effet de groupe chez les animaux, éditions C.N.R.S., Paris.
- BROADBENT L., HOLLINGS M., 1951. The influence of heat on some aphids. *Ann. Appl. Biol.*, **38**, 577-581.
- BURSELL E., 1974. Environmental aspects, temperature. Vol. 2. *Physiology of insecta*, Ed. M. Rockstein, 1-41.
- CONUS G., VILLELE (de) O., 1970. Réalisation d'un abri ventilé pour thermographe ou hygrographe destiné aux mesures climatologiques sous serre. *Techniques d'études des facteurs physiques de la biosphère*, I.N.R.A. Paris, 483-487.
- DURAND, 1967. Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Ann. Physiol. veg.*, **9**, 1, 5-27.
- van EMDEN H. F., EASTOP V. F., HUGUES R. D., WAY M. J., 1969. The ecology of *Myzus persicae* *Annu. Rev. Entomol.*, **14**, 197-270.
- van EMDEN H. F., BASHFORD M. A., 1971. The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomol., exp. appl.*, **14**, 349-360.
- GILMORE E. C., ROGERS J. S., 1958. Heat units as a method of measuring maturity in corn. *Agron. J.*, **5**, 611-615.
- HAGEN K. S., van den BOSCH R., 1968. Impact of Pathogens, Parasites, and predators on Aphids. *Annu. Rev. Entomol.*, **13**, 325-384.
- HAGSTURM D. W., HAGSTURM W. R. 1970. A simple device for producing fluctuating temperature with an evaluation of the ecological significance of fluctuating temperature. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **63** (5), 1385-1389.
- HEATHCOTE G. D., 1972. Evaluating aphid populations on plants. in *Aphid Technology*, Ed. van Emden, Academic Press, 105-145.

- HILLE RIS LAMBERS D., 1966. Polymorphism in *Aphididae*. *Annu. Rev. Entomol.*, **11**, 47-78.
- HODEK I., 1973. *Biology of coccinellidae*, 140-141. Dr. W. Junk N. V., the Hague-Academia, Prague.
- HODEK I., HOLMAN K., NOVAK K., SKUHRAVY V., STARY P., WEISMANN L., ZELENY J., 1965. The present possibilities and prospects of integrated control of *Aphis fabae* Scop. in Ecology of aphidophagous insects, Ed. I. Hodek, Junk, The Hague, 331-335.
- ISHAG H. M., 1973. Physiology of seed yield in field beans (*Vicia faba* L.). II. — Dry matter production. *J. agri. Sci. Cam.*, **80**, 191-199.
- KASSAM A. H., ELSTON J. F., 1974. Seasonal changes in the status of water and tissue characteristics of leaves of *Vicia faba* L. *Ann. Bot.*, **38**, 419-429.
- KIPPS A. E., BOULTER D., 1974. Origins of the amino acids in pods and seeds of *Vicia faba* L. *New phytol.*, **73**, 675-684.
- LEES A. D., 1966. In Beament J. W. L., Treherne J. E., Wigglesworth V. B., *Advances in insect physiology*, Vol. 3, 207-277, Academic Press, London, New York.
- MISSONNIER J., ROBERT Y., THOIZON G., 1970. Circonstances épidémiologiques semblent favoriser le développement des mycoses à entomophthorales chez trois aphides : *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* Börner et *Myzus persicae* Sulz. *Entomophaga* **15** (2), 169-190.
- MULLER J. J., UNGER K., 1951. Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. II. Über die Fluggewohnheiten, besonders das sommerliche Schwärmen, von *Doralis fabae* und ihre Abhängigkeit von Tagesgang der Witterungsfaktoren. *Der Züchter*, **21** (1-2), 76-89.
- RABASSE J. M., BOUCHERY Y. Méthode d'évaluation des populations de pucerons (Homoptères, *Aphididae*) : séparation des insectes de leur plante-hôte et dénombrement (à paraître).
- RABASSE J. M., ROBERT Y., 1975. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* dans l'Ouest de la France. II. — Incidence des mycoses à *Entomophthora* sur les populations des hôtes primaires et de la féverole de printemps. *Entomophaga*, **20** (1), 49-63.
- De REGGI L. M., 1972. Une méthode d'élevage du puceron *Myzus persicae*. Application à l'étude de l'influence de la photopériode et de la thermopériode sur la distribution des naissances. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **4**, 4, 545-553.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., SCHELTELS P., 1973. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'ouest de la France. 1. Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur féverole de printemps. *Entomophaga*, **18**, 61-75.
- SHAW M. J. P., 1973. Effect of population density on *alienicolae* of *Aphis fabae* Scop. IV. — The expression of migratory urge among alatae in the field. *Ann. Appl. Biol.*, **74**, 1-7.
- STARY P., 1966. Aphid Parasites of Czechoslovakia. 191-192. W. Junk, the Hague.
- WAY M. J., 1967. The nature and causes of annual fluctuations in numbers of *Aphis fabae* Scop. on field beans (*Vicia faba*). *Ann. appl. Biol.*, **59**, 175-188.
- WAY M. J., 1968. In Southwood T. R. E. *Insect abundance*, 18-36, Blackwell Oxford.
- WAY M. J. 1973. In Lowe A. D. *Perspectives in aphid biology* 76-84 the entomological society of New Zealand Auckland, New Zealand.
- WAY M. J., CAMMELL M., 1970. In Watson A. (Ed.), Animal populations in relation to their food resources. *Proc. Brit. Ecol. Soc. Symp.*, **10**, 229-247, Oxford.
- WAY M. J., BANKS C. J., 1967. Intra-specific mechanism in relation of the natural regulation of numbers of *Aphis fabae* Scop. *Ann. appl. Biol.*, **59**, 189-205.
- WEISMANN L., VALLO V., 1963. Voska makova (*Aphis fabae* Scop.), 279-286, Vydavatel'stvo Slovenskej Akademie Vied, Bratislava.
- TOKMAKOGLU O., 1964. Untersuchungen zur Vermehrung von *Aphis fabae* Scop. (Rynch., Homoptera, Aphididae). *Z. Angew. Entomol.*, **55**, 105-135.
- TSITSIPIS J. A., MITTLER T. E., 1976. Development, growth, reproduction, and survival of apterous virginiparae of *Aphis fabae* at different temperatures. *Entomol. exp. Appl.*, **19**, 1-10.

**Etude de quelques relations entre le végétal
(espèce, variété, stade phénologique)
et le Puceron du Pois *Acyrtosiphon pisum*
Harris (Homoptera, Aphididae)**

R. BOURNOVILLE

avec la collaboration technique de P. CANTOT
Laboratoire de Zoologie, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

En utilisant 2 espèces végétales : la luzerne et le pois, plusieurs variétés de luzerne et divers stades phénologiques de cette dernière plante, nous avons étudié les rapports de deux populations du Puceron du Pois avec le végétal. La population d'*A. pisum* recueillie sur la luzerne (= L. L.) et celle ramassée sur pois (= p. p.) sont différentes puisque tant les fondatrices que les virginopares du biotype L. L. s'élèvent très difficilement sur le pois. La résistance envers la population L. L. de l'aphide des six variétés de luzerne testées est variable, le classement variétal est cependant perturbé selon la morphologie de l'aphide considéré. Avec un clone donné de luzerne, on observe également des variations du taux net de reproduction des aphides L. L. selon le stade phénologique de la plante. La discussion de ces résultats porte sur la constance des biotypes et sur les variables à prendre en compte dans un programme de sélection de variétés de luzerne résistantes au Puceron du Pois.

Au cours d'une étude sur la dynamique saisonnière du Puceron du Pois *Acyrtosiphon pisum* Harris dans les luzernières ⁽¹⁾, nous avons particulièrement examiné les rapports de l'Aphide et du végétal. Les entomologistes s'intéressent généralement plus aux effets de la plante et des ennemis naturels sur l'évolution des populations d'aphides exploitant des hôtes pérennes ou semi-pérennes, qu'aux effets des mécanismes intraspécifiques d'autorégulation. Ces derniers sont plus importants chez les espèces de Pucerons qui présentent un caractère grégaire ou qui exploitent des sources alimentaires éphémères (Way et Cammel, 1971).

Nous avons pris en considération dans notre travail, les variations dues au végétal (espèce, variété, stades phénologiques) et les variables relevant de l'insecte ; nous avons donc utilisé des populations d'*A. pisum* recueillies sur la Luzerne *Medicago sativa* L. et sur le Pois *Pisum sativum* L. Ces préoccupations correspondent en premier

⁽¹⁾ Bournoville R., 1975 : Etude de la dynamique saisonnière du Puceron du Pois *Acyrtosiphon pisum* Harris et de quelques facteurs qui la déterminent. Thèse Doc. 3^e cycle. Université Paris VI, 64 p. + annexes.

lieu à des objectifs agronomiques. Il est intéressant de connaître pour les aphides vivant sur *M. sativa* les possibilités de contamination d'autres légumineuses, notamment annuelles. En ce qui concerne la luzerne, il s'avère très utile de classer la convenance des diverses variétés pour le Puceron du Pois. Enfin, la coupe implique des variations brutales du stade phénologique du végétal, qui se répètent 4 fois par année en production fourragère. L'étude de la variabilité des populations de l'aphide est le second intérêt de notre travail. On sait en effet qu'*A. pisum* est une des espèces pour lesquelles on discute l'intérêt de distinguer divers biotypes. Les implications de ces variations, même si elles sont controversées quant à leur valeur taxonomique (Eastop, 1973), doivent être nécessairement étudiées en entomologie appliquée. Nous avons examiné la constance des rapports d'un biotype donné du puceron avec sa plante-hôte pour deux de ses morphes : la fondatrice et le virginopare aptère.

Matériel et Méthodes

1. Les Aphides

Nous avons utilisé 2 populations du Puceron du Pois. La première est une forme verte provenant des luzernières de Lusignan (Vienne) dont la souche est maintenue sur féverole *Vicia faba* L. Dans la suite du texte, on s'y référera sous les initiales L. L. La seconde population, également de couleur verte, a été recueillie dans la région de Pithiviers (Loiret) ⁽¹⁾ ; elle est maintenue sur Pois *Pisum sativum* L., variété Petit provençal. Cette seconde souche sera désignée par les initiales p.p. On trouvera ci-dessous des éléments de détermination rapide des 2 morphes qui ont fait l'objet d'études.

— La fondatrice.

La jeune fondatrice est repérable à 2 caractères : elle ne possède que 4 articles antennaires alors que la jeune larve de virginopare en possède 5. De plus, comme l'a souligné Zacharda (1973), elle présente une sclérification de la partie céphalique, où une suture épicroanale est d'ailleurs nettement marquée. L'adulte de cette morphe est plutôt globuleux et de taille inférieure à celle des virginopares. Son caractère le plus évident est la longueur de ses antennes qui n'atteint pas celle du corps, le processus terminalis (portion apicale rétrécie du 6^e segment antennaire) étant spécialement raccourci. Les pattes (et notamment les tibias) sont beaucoup plus courtes que celles des virginopares parthénogénétiques.

— Le virginopare aptère.

Chez cette morphe, l'allongement de tous les appendices est remarquable : très longues pattes, cornicules allongés, longue cauda fine. Muller (1974) a récemment publié des éléments de reconnaissance des divers stades larvaires d'*A. pisum*, qui tiennent compte du nombre d'articles antennaires, des longueurs respectives du processus terminalis et du 3^e segment antennaire, de la longueur des cornicules par rapport au corps et du rapport de la longueur et de la largeur de la cauda. Ces repères sont importants pour éviter les erreurs dans la répartition des divers stades

⁽¹⁾ Cette souche nous a été transmise par M. Moreau (I.N.R.A., Versailles) que nous remercions.

à un moment donné. En effet, la taille des stades larvaires est soumise à de nombreuses variations dues à l'action de facteurs climatiques ou à la densité des populations d'aphides, ce qui implique d'apprécier les stades larvaires au moyen de critères constants.

2. Les plantes

Cinq variétés de pois ont été employées : Petit provençal, Obéron, Hybris, Merveille de Kelvédon, Clause 50 ⁽¹⁾. Cinq variétés de luzerne nord-américaines ont fait l'objet de tests : Anchor, Resistador, Saranac, Apex, Labontan. Anchor est modérément résistante au Puceron du Pois aux Etats-Unis. Trois clones de luzerne ont été utilisés : le premier de la variété Europe, les 2 autres sont désignés par les nombres 12 et 58. Douze est un hybride double qui a dans sa parenté des populations flamandes et des types méditerranéens. Cinquante-huit est un hybride simple dont les parents sont des populations flamandes.

3. Conditions expérimentales

Dans toute la mesure du possible, les essais ont été réalisés sur des plantes entières, placées dans des chambres de culture de 20 mètres cubes de volume réglées à une photophase de 16 heures et à une température de $20^{\circ} \pm 1^{\circ}$. Les cagettes d'élevage sont celles décrites dans une note antérieure (Bournoville, Cantot, 1974). Cependant, lorsque la période de l'année ne se prête pas à la pousse de la luzerne, en particulier lors de l'éclosion des fondatrices, il a fallu parfois utiliser des brins coupés de végétal. Ces particularités seront signalées lors de la présentation des résultats.

4. Critères de réussite des virginopares aptères du Puceron du Pois sur un végétal

Les études relatives à la longévité et à la fécondité d'*A. pisum* sont assez nombreuses. Markkula (1963) en particulier, les a résumées. Depuis cette publication, les travaux ont davantage précisé les conditions d'élevage, ce qui permet une meilleure comparaison des résultats. En résumé, disons qu'à 20°C et avec une photopériode de 16 heures, la vie préreproductrice d'*A. pisum* varie de 7 à 9 jours selon les souches d'insecte et la plante utilisées. La période reproductrice dure de 13 à 16 jours. Elle est suivie d'une période post-reproductrice ne dépassant pas 10 jours. Aux critères habituels de durée de vie et de reproduction, on ajoute, depuis la mise au point de l'alimentation sur régimes artificiels du Puceron du Pois, la pesée des aphides. Les études récentes portant sur la détermination des potentialités d'*A. pisum* sur les végétaux, utilisent la capacité intrinsèque de multiplication de la population ; jusqu'ici, cet indice était surtout retenu pour définir les effets de la température sur les populations d'aphides (Andrewartha et Birch, 1954). Cette analyse demande que l'on suive la descendance (= O) et la survie (= V) des insectes durant toute la vie de la cohorte.

Pour simplifier notre méthodologie, nous avons considéré la courbe de fécondité, par tranches d'âge, d'*A. pisum* dans nos résultats et ceux de la bibliographie récente (Bournoville, 1971), (Frazer, 1972), (Mackauer, 1973). Elle présente un accroissement rapide dès le début de la naissance des larves jusqu'à un maximum est atteint en

⁽¹⁾ Nous adressons nos remerciements à la Société Clause qui nous a donné les graines de quatre de ces variétés.

3-4 jours. Il est suivi par un déclin moins accentué mais tout de même relativement rapide puisque la fécondité est nulle 15 jours environ après son apogée. Afin de réduire la durée des tests, nous avons donc utilisé dans nos expériences le protocole général suivant : on dispose des larves âgées (4^e stade) devant donner des aptères sur le végétal, le jour J. Sept jours plus tard, on relève la mortalité et la fécondité. On remet en élevage les adultes survivants qui seront de nouveau examinés une semaine après. Ayant ainsi surveillé presque 2 semaines de vie imaginale, on met en évidence presque toute la fécondité des aphides. Avec le taux de survie on peut calculer les taux nets de reproduction ($R = V \times O$) à 7 jours, de 7 à 14 jours et le total de 1 à 14 jours, étant bien entendu qu'avec des aphides parthénogénétiques, la sex ratio est égale à 1.

Résultats

1. Relations du biotype vivant sur luzerne (L.L.) avec un autre végétal.

Nous avons précisé les rapports de la population L.L. du Puceron du Pois avec un autre végétal et vérifié s'il existait des différences entre la première génération annuelle et les virginopares des générations ultérieures.

C'est le pois que nous avons retenu car selon les travaux publiés en Europe, on relève sur *Pisum sativum* des virginopares qui ne colonisent pas la luzerne. Inversement, les populations du puceron trouvées sur luzerne ne s'établissent pas sur pois (Muller, 1962 ; Stacherska, 1965 ; Bournoville, 1973). Le pois est une des principales légumineuses annuelles cultivées chez laquelle *A. pisum* provoque des pertes de rendement en raison notamment de la transmission de viroses. Il était donc intéressant de se rendre compte si la luzerne constituait le réservoir hivernal d'infection du pois.

A. Expérience réalisée avec des virginopares aptères.

On a utilisé 3 variétés pour le pois (Obéron, Hybris, Petit provençal) et 2 pour la luzerne (Apex, Saranac). On a installé 12 larves de 4^e stade du puceron par variété, à raison de 2 larves par cagette d'élevage, sur des plantes entières disposées dans un compartiment de serre. La photopériode naturelle atteignait 16 heures lors de ce test, la température moyenne $21^{\circ} \pm 5$. Cette expérience a duré 2 semaines comme expliqué plus haut.

On notera dans le tableau 1 A que les taux nets de reproduction des pucerons élevés sur luzerne sont très supérieurs à ceux des aphides élevés sur pois. Nous avons utilisé 3 variétés de cette dernière plante afin d'éviter les conclusions erronées dues à une résistance variétale. Avec la variété Obéron on constate que la réussite des aphides est médiocre alors qu'avec les variétés Hybris et surtout Petit provençal, il y a quasiment échec de l'implantation. Le très faible poids des adultes élevés sur pois Hybris, laisse penser qu'il n'y aura pas de survivants au-delà de la première génération.

A titre de comparaison, dans le tableau 1 A sont fournies les données équivalentes pour la souche p.p. d'*A. pisum* recueillie et maintenue sur pois. Trente à quarante larves ont été élevées par lots de 5 sur des brins coupés de 5 variétés de pois. Tous les taux nets de reproduction obtenus sont très supérieurs à ceux constatés sur pois dans l'expé-

TABLEAU I

Taux nets de reproduction (R) et poids moyens de virginopares aptères des deux biotypes d'A. pisum élevés sur divers plantes, variétés, stades phénologiques

| Expériences | R ₁₋₇ | R ₇₋₁₄ | R ₁₋₁₄ | Poids moyen des adultes (mg) au 14 ^e jour d'expérience |
|---|------------------|-------------------|-------------------|---|
| A. — Effet de l'espèce végétale | | | | |
| Souche L. L. sur pois : | | | | |
| Obéron | 4,5 | 16,2 | 20,7 | 1,95 |
| Hybris | 3,5 | 4,6 | 8,1 | 0,83 |
| Petit provençal..... | 2,1 | 0 | 2,1 | |
| Souche L. L. sur luzerne : | | | | |
| Saranac | 17,4 | 48,1 | 65,5 | 4,44 |
| Apex | 15,3 | 40,8 | 56,1 | 3,51 |
| Souche p. p. sur pois : | | | | |
| Petit provençal..... | 19,3 | 20,3 | 39,6 | 2,87 |
| Obéron | 15,1 | 16,4 | 31,5 | 3,23 |
| Merveille Kelvédon..... | 13,7 | 16,6 | 30,3 | 2,87 |
| Hybris | 16,1 | 13,8 | 29,9 | 2,89 |
| Clause 50..... | 15,5 | 16,2 | 31,7 | 2,91 |
| B. — Effet des variétés de luzerne | | | | |
| Souche L. L. sur : | | | | |
| Europe..... | 14,1 | 3,1 | 17,2 | |
| Lahontan..... | 3,5 | 0 | 3,5 | |
| Anchor | 8,5 | 0 | 8,5 | |
| Resistador..... | 15,5 | 6,1 | 21,6 | |
| 12 | 14,1 | 1,6 | 15,7 | |
| 58 | 12,2 | 8,9 | 21,1 | |
| C. — Effet des stades phénologiques d'un clone de luzerne Europe | | | | |
| Souche L. L. sur stades : | | | | |
| végétatif | 10,4 | 7,3 | 17,7 | |
| floral | 16,5 | 22,9 | 39,4 | |
| fructifère | 11,8 | 6,8 | 18,6 | |

Comparaison des résultats par l'analyse de variance

A. — Saranac Apex Obéron Hybris Petit Prov.

Petit Prov. Clause 50 Obéron Merv. Kel. Hybris

B. — Résist. 58 Europe 12 Anch. Lahontan

C. — Floral fructifère végétatif

rience précédente. Ainsi sur la variété Obéron, le taux net de reproduction et le poids des survivants sont augmentés de moitié. On soulignera tout de même que les conditions expérimentales ont été partiellement modifiées, dans cette seconde expérience (16 heures de photopériode, température moyenne de 19° C et utilisation de brins coupés).

B. *Expériences réalisées avec les fondatrices.*

Selon certains auteurs partisans de la détermination annuelle des biotypes, il y aurait avantage à utiliser les fondatrices de pucerons ou leurs proches descendants pour tester la résistance de nouvelles variétés offertes à la production (Frazer, 1972). Nous nous sommes donc efforcé de vérifier si des fondatrices provenant d'œufs récoltés sur luzerne, pouvaient s'adapter sur le pois.

L'élevage a été effectué sur brins coupés, en étuve (température moyenne : 19°, photopériode : 16 heures). Des larves de fondatrices issues d'œufs d'hiver recueillis sur luzerne ont été portées dès leur éclosion, les unes sur pois, les autres sur luzerne. Sur les 300 larves de premier stade de fondatrices mises sur pois, la mortalité larvaire a supprimé 9 dixièmes de l'effectif. Sur les 250 larves de premier stade de fondatrices placées sur luzerne, 4 dixièmes ont atteint la vie imaginale. Les essais sont résumés dans le tableau II. On constate que la mortalité des fondatrices est élevée sur la variété Petit provençal ; leur stérilité est presque totale, le poids des fondatrices sur *P. sativum* n'atteint que le tiers de celui des individus élevés sur *Medicago sativa*.

TABLEAU 2

Taux nets de reproduction et poids moyen des fondatrices du biotype L. L. d'A. pisum élevées sur le Pois et diverses variétés de Luzerne

| Expériences | R ₁₋₇ | R ₇₋₁₄ | R ₁₋₁₄ | Poids moyen en mg
des adultes à | |
|---|------------------|-------------------|-------------------|------------------------------------|----------|
| | | | | 7 jours | 14 jours |
| A. — <i>Effet de l'espèce végétale</i> | | | | | |
| Pois, | | | | | |
| variété petit provençal..... | 4,5 | 0 | 4,5 | 1,0 | 0 |
| Luzerne | | | | | |
| variété Europe..... | 25,3 | 14,4 | 39,7 | 2,8 | 2,9 |
| B. — <i>Effet des variétés de luzerne</i> | | | | | |
| Europe | 19,5 | 16,6 | 36,1 | | |
| Anchor | 27,4 | 27,4 | 54,8 | | |
| Resistador | 21,1 | 22,7 | 43,8 | | |
| 12 | 33,5 | 27,0 | 60,5 | | |
| 58 | 27,8 | 19,5 | 47,3 | | |

Comparaison des résultats par l'analyse de variance

12 Anchor 58 Resist. Europe

II. *Divers aspects de l'influence de la luzerne sur le biotype L.L. du Puceron du Pois.*1. *Effet des variétés de luzerne.*

Nous avons cherché à évaluer la réussite du biotype trouvé dans les luzernières sur quelques variétés de *M. sativa*. Cependant, afin de préciser si cette relation était constante tout au long du cycle de l'aphide, nous avons étudié cet effet du végétal sur 2 morphes : la fondatrice et le virginopare aptère. Avant de détailler les résultats, il convient de souligner un certain nombre de précautions indispensables à la réalisation de ces tests :

— Ces expériences ont été conduites sur des végétaux n'ayant pas atteint l'initiation florale. La plante est donc, dans tous les cas, au stade végétatif. On relève en effet des variations de la résistance avec l'état du végétal (cf. § II, 2).

— La température d'élevage est une donnée importante à préciser pour l'expression de la résistance. En général, les études effectuées sur le puceron tacheté de la luzerne montrent qu'une température de l'ordre de 10 à 15° fait perdre la résistance de certains clones du végétal (Hackerott et Harvey, 1959, MacMurtry, 1962, Isaak et al., 1963, 1965, Schalk et al., 1969). Cartier (1963), mentionne la même chose à propos du Puceron du Pois : la différence entre variétés résistantes et sensibles est plus marquée à 20° qu'à 16°. On peut voir là, la satisfaction insuffisante des besoins métaboliques de l'insecte lorsque la température s'élève.

A. Expériences réalisées avec des virginopares.

Quarante-cinq larves de 4^e stade du biotype « luzerne » ont été mises par lots de 5 sur des luzernes installées en chambre de culture (température moyenne 20°, photopériode 16 heures). On a utilisé 3 variétés de luzerne nord-américaines : Lahontan, Anchor, Resistador et les 3 clones de génotypes flamands précédemment décrits. Les résultats sont figurés dans le tableau 1 B.

La variété la plus sensible (Resistador) présente un taux net de reproduction 6 fois élevé que la plus résistante (Lahontan). On relèvera que ce taux, sur la variété Europe, qui est la plus cultivée en France à l'heure actuelle, se classe à un niveau intermédiaire. Cependant, elle ne diffère pas significativement de la variété Anchor, connue comme modérément résistante à l'Aphide aux Etats-Unis. En bref, les types flamands retenus sont de 4 à 6 fois plus sensibles que la variété la plus résistante.

B. Expériences réalisées avec des fondatrices.

Cinquante larves de 4^e stade de fondatrices, issues d'œufs d'hiver déposés sur luzerne ont été placées par lots de 5, sur des luzernes mises dans une chambre de culture (température moyenne : 18°, photopériode : 16 heures). On a utilisé 5 variétés de luzerne : 58, 12, Europe, Anchor, Resistador. On a contrôlé 1 semaine et 2 semaines après le début de l'expérience la survie et la fécondité des adultes. Dans le tableau II, on relèvera, bien que la variété Lahontan n'ait pas été disponible pour cette série d'essais, que les taux nets de reproduction ne diffèrent que du simple au double. Le classement des variétés est très bouleversé par rapport au précédent. Tous les taux de reproduction sont d'ailleurs très supérieurs à ceux calculés dans l'essai similaire effectué avec les virginopares. Ce dernier caractère doit s'expliquer par la survie des fondatrices et leur plus grande fécondité comme l'a déjà signalé Markkula (1963).

2. Effet des divers stades phénologiques d'une même variété.

Nous avons choisi 3 stades bien différenciés du végétal (végétatif, floral, fructifère) pour déterminer leur action sur *A. pisum*. Afin de ne pas introduire de biais, nous n'avons pas utilisé une variété (dont les caractères chez la luzerne, ne sont pas toujours bien fixés), mais le clone de la variété Europe. Les caractéristiques des 3 états retenus de la plante sont indiqués ci-dessous :

| Stade | Nombre d'entre-nœuds
de la tige de la plante | Caractères de l'inflorescence
incluse dans la cagette | Hauteur de la
plante (cm) |
|----------------------|---|--|------------------------------|
| Végétatif | 5,2 à 7,7 | — | 23 à 34 |
| Floral | 11,0 à 13,7 | Fleurs typiques de papilionacées | 47 à 58 |
| Fructifère | 12,3 à 14,6 | Gousses vertes | 54 à 66 |

Par état phénologique, une cinquantaine de larves de 4^e stade du biotype L.L. ont été mises en élevage par lots de 5, sur des plantes entières placées en chambre de culture (température moyenne 21°, photopériode 16 heures).

Dans le tableau 1 C, on relèvera que les taux nets de reproduction d'aphides s'alimentant sur les stades végétatif et fructifère sont environ la moitié du taux correspondant des aphides élevés sur stade floral. Il faut souligner que ce résultat est le fait d'une expérience réalisée avec un seul clone.

Discussion

Nous pouvons conclure que le biotype L.L. du Puceron du Pois présente des caractères durables quant à la convenance de ses hôtes puisque, malgré les recombinaisons liées à la reproduction sexuée, la restriction de la gamme de plantes n'est pas modifiée chez la fondatrice. L'implantation d'*A. pisum* provenant de luzerne est incertaine sur pois. Nous avons vérifié cette donnée de la bibliographie avec les virginopares et nous l'avons étendue au cas des fondatrices. On reconnaît généralement que ces dernières ont des liens trophiques assez spécifiques avec leur plante-hôte (van Emden *et al.*, 1969). D'ailleurs, les conditions naturelles peuvent exclure, de façon encore plus radicale, le pois des plantes-hôtes de notre biotype trouvé dans les luzernières ; en effet, le choix alimentaire des aphides est alors possible. De même, le maintien des rares descendants des fondatrices sur pois, que nous avons tout de même réalisé, est une création artificielle d'élevage en conditions contrôlées. En effet, tous les individus de cette souche sont malingres et ne se comparent pas avec ceux recueillis sur *P. sativum* et maintenus sur pois. Il est quasiment certain que dans les conditions naturelles, cette souche aurait périclité.

Müller, dans des publications successives (1962, 1971) a utilisé les croisements de formes colorées d'*A. pisum* pour montrer en particulier que les populations du Puceron du Pois trouvées sur certaines légumineuses n'acceptent pas forcément toutes les espèces végétales sur lesquelles cet aphide est mentionné. Ainsi, les populations d'*A. pisum* recueillies sur pois n'ont pas la luzerne comme hôte hivernal mais diverses vesces dont *Vicia villosa* (Stacherska, 1965), (Roth, Müller et Hubert Dahl, 1971), (Hubert Dahl, 1973). Les travaux de Müller ont d'ailleurs une portée beaucoup plus large puisqu'à partir d'un certain nombre d'exemples tirés bien souvent de l'aphidologie, cet auteur conclut que les biotypes constituent des sous-espèces potentielles qui se forment de façon sympatrique. D'autres auteurs comme Frazer (1972) et Mackauer (1973) pensent en revanche que les différences présentées par les biotypes chez les aphides sont éphémères et sont remises en cause en raison des phases sexuées.

Plusieurs types d'information peuvent être tirés de nos essais d'élevage du biotype recueilli sur la luzerne. Tout d'abord que la résistance variétale de *M. sativa* envers *A. pisum* est une réalité. Cependant, là encore existe un problème de biotype puisque la variété Lahontan qui est la plus résistante dans nos expériences, est considérée comme sensible au Puceron du Pois dans les travaux nord-américains (Pedersen *et al.*, 1975). Inversement, la variété Apex connue aux Etats-Unis comme résistante envers *A. pisum* s'avère sensible dans nos essais. Les effets variétaux sont tamponnés semble-t-il chez la fondatrice (*r* varie de 36 à 60 alors qu'il se situe entre 8,5 et 21 pour les variétés correspondantes chez les virginopares). Le classement des variétés est différent selon les morphes. Un essai non rapporté dans ce compte rendu concerne le dépôt des œufs par les sexués : il montre qu'il n'y a pas non plus concordance du classement variétal avec les 2 morphes qui ont fait l'objet de cette note. Il n'est pas fait état de ces variations selon les morphes dans la bibliographie traitant du comportement des variétés de luzerne. Evans et Gyrisco (1956) ont cependant constaté que des virginopares d'*A. pisum* élevés sur fève n'ont pas réussi à s'implanter sur luzerne alors que des fondatrigénies et des sexupares ont pu le faire. Ces auteurs pensaient donc que lors de la fin de l'été, des pucerons migrants quittent les légumineuses annuelles pour rejoindre une plante plus appétente, la luzerne. Cette variation des classements du végétal a des implications pour l'élaboration des programmes de multiplication de variétés résistantes envers *A. pisum*. On peut en effet se poser la question de la valeur d'une sélection fondée sur les virginopares, puisqu'elle ne serait pas maintenue au même niveau avec les autres morphes. En fait, il ne faut pas perdre de vue que les fondatrices n'ont pas de fonction de dissémination puisque ce sont des insectes aptères, peu mobiles durant leur vie, en raison notamment des conditions climatiques existant lors de leur apparition. Il serait tout de même intéressant de reprendre le classement variétal avec des virginopares ailés mais cette morphologie est plus délicate à produire et à manipuler. Carnahan (1964) a d'ailleurs signalé qu'il y avait une corrélation hautement significative ($+ 0,69$) entre les réactions d'antibiosis des ailés et des aptères du Puceron du Pois étudiées sur 37 clones.

On rapprochera également les résultats de nos recherches portant sur la convenance de divers stades phénologiques d'un clone, des données bibliographiques. On trouve incluses dans diverses études, des mentions de modification de résistance de la luzerne selon le stade phénologique de la plante. Cependant, les conditions de réalisation de ces études ne sont pas toujours bien précisées. Dahms et Painter (1940), Glover (in Carnahan, 1964) ont signalé que les ramifications de luzerne en floraison étaient plus favorables au Puceron du Pois que les ramifications végétatives. Auclair (1966) fournit des indications beaucoup plus précises sur l'élevage d'*A. pisum* sur luzerne à partir de la plantule jusqu'à la floraison. Il note un accroissement progressif du poids moyen des adultes entre les plus jeunes stades de la plante et le stade « 12 entre-nœuds » qui atteint l'initiation florale. Des différences allant dans le même sens sont soulignées par cet auteur en ce qui concerne les critères de reproduction et de développement des pucerons. Cela n'empêche pas d'ailleurs que Hackerott *et al.* (1963) mentionnent une bonne corrélation entre les résultats de tests de résistance sur plantule en serre et la résistance au champ de variétés de luzerne envers le Puceron du Pois.

On constate que les travaux, en aphidologie, ont davantage porté sur l'effet de l'âge de feuilles particulières plutôt que sur celui des plantes à divers états de déve-

loppement. La première étude ne s'impose pas sur la luzerne car on constate que les feuilles anciennes recouvertes par la végétation, tombent rapidement. Le Puceron du Pois est de plus, constamment recueilli sur les parties supérieures du végétal. Van Emden *et al.* (1969) soulignent que les effectifs du puceron du chou *Brevicoryne brassicae* L., s'accroissent très vite lorsque les plantes-hôtes fleurissent. Ces auteurs pensent que lors du bourgeonnement, de la floraison et même lors de la période post-florale du développement de l'ovaire, les fleurs d'une plante constituent un lieu intense d'activité respiratoire et de métabolisme, jouant le rôle d'une « pompe » pour les éléments nutritifs solubles.

Conclusion

Les rapports du Puceron du Pois avec les végétaux sont complexes. En considérant une population définie, que nous avons trouvée sur luzerne, les caractères d'acceptation ou d'exclusion d'une espèce végétale sont constants puisqu'ils se maintiennent chez les fondatrices. Cela laisse bien supposer l'existence de biotypes séparés ayant une potentialité de sous-espèce. Lors d'un changement de plante-hôte, on peut cependant se poser la question d'un éventuel conditionnement par le végétal initial, qui s'estomperait en continuant d'élever les larves survivantes sur l'espèce nouvelle sur laquelle elles sont nées. A ce titre, on rapporte l'existence de races d'hôtes d'entomophages qui, après une phase de fécondité diminuée lors d'un changement d'espèce de proie, voient leurs possibilités reproductrices réaugmentées après quelques générations sur la nouvelle proie (Michel, 1973). Pour le Puceron du Pois, Auclair (1966) a démontré que ce phénomène n'existait pas pour un biotype recueilli sur luzerne et qu'il s'efforçait d'élever sur pois. Markkula et Roukka (1970), ont cependant trouvé, toujours chez *A. pisum*, une adaptation à un nouvel hôte dans l'un des 3 biotypes qu'ils étudiaient. Les plantes-hôtes impliquées sont d'ailleurs le trèfle violet et la fève.

En ce qui concerne à présent les résultats d'élevage d'un même biotype sur diverses variétés, leur intérêt est évident pour l'obtention de luzernes résistantes au Puceron du Pois. Cependant, les variations observées selon les morphes de l'aphide laissent présager l'existence de différences similaires si nous avons utilisé diverses populations d'*A. pisum* recueillies en plusieurs lieux sur *M. sativa*. A ce titre, il est intéressant de souligner que la résistance des types « flamands » au Puceron du Pois n'est pas aussi bonne que le rapportent les travaux nord-américains. Les méthodes de tri doivent donc être rigoureuses lors de la multiplication de variétés résistantes. On sait en particulier, dans le domaine de la phytopathologie, que les résistances des végétaux de type monogénique ont entraîné divers déboires en raison de la variabilité d'un même pathogène. Il convient d'utiliser des bases génétiques de résistance suffisamment larges pour éviter cette interférence. On trouve dans la littérature que la résistance de la variété Moapa de luzerne varie selon la virulence des souches de *T. maculata*, mais celle de la variété Lahontan est de type plus général puisqu'elle est maintenue quelle que soit l'origine géographique du Puceron tacheté.

Les différences observées lors des expériences sur les divers stades phénologiques d'un clone de luzerne relèvent probablement de changements de qualités nutritives du végétal dont la physiologie est modifiée lors de la floraison. C'est un résultat qu'il

faut considérer lors de la mise au point de tests de résistance variétale de la luzerne envers *A. pisum*.

Enfin, il convient de ne pas perdre de vue l'ordre de grandeur de ces diverses influences du végétal. En considérant le cas des virginopares, les rapports des taux nets de reproduction les plus proches et les plus éloignés sont les suivants : pour l'effet « espèce végétale », de 3 à 31 ; pour l'effet « variétal », de 1 à 6 ; et pour l'effet « stade phénologique », de 1 à 2. Ces amplitudes hiérarchisent bien les divers niveaux d'action du végétal sur le Puceron du Pois.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Summary

Study of some relationships between the plant (species, variety, phenological stage) and the pea aphid Acyrthosiphon pisum Harris (Homoptera, Aphididae)

To study the relationships of two populations of pea aphids and the plant, two plant species : lucerne and pea, and several varieties as well as different phenological stages of lucerne were used. The *A. pisum* population found on lucerne (= LL) and that collected on pea (= pp) are different as the fundatrices as well as the virginoparae belonging to the LL biotype are very difficult to rear on pea. The resistance to the aphid LL population of the six lucerne varieties tested varied, the varietal classification is however disturbed according to the aphid morph considered. For a given lucerne clone variations of the net reproduction rate of LL aphids are also observed according to the plant phenological stage. The discussion of these results bore on the biotype invariability and on the variables to take into account in a selection program concerning lucerne varieties resistant to pea aphid.

Références bibliographiques

- ANDREWARTHA H. G., BIRCH L. C., 1954. The distribution and abundance of animals. *University of Chicago Press.*, 1 vol., 782 p.
- AUCLAIR J. L., 1966. Dissimilarities in the biology of pea Aphid *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera, Aphididae) on alfalfa and peas in New Mexico. *Ann. Entomol. Soc. America*, **59**, 780-786.
- BOURNOVILLE R., 1971. Données biologiques d'un biotype du Puceron du Pois *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera, Aphididae). *Can. Entomol.*, **103**, 876-881.
- BOURNOVILLE R., 1973. Observations écologiques sur l'hivernation du Puceron du Pois *Acyrthosiphon pisum* Harris et de ses parasites dans la région de Versailles. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **5**, 1, 23-28.
- BOURNOVILLE R., CANTOT P., 1974. Matériel utilisé pour l'élevage d'insectes sur la luzerne. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **6**, 333-336.
- CARNAHAN H. L., 1964. Screening alfalfa for pea aphid resistance (in Hanson C. H.) 19th Alfalfa Improvement conference. *U. S. Dept. Agric., Agric. Research service*, CR-54-64, 9-14.
- CARTIER J. J., 1963. Varietal resistance of peas to the pea aphid biotypes under field and greenhouse conditions. *J. econ. Entomol.*, **56**, 205-213.
- DAHMS R., PAINTER R. H., 1940. Rate of reproduction of the pea aphid on different Alfalfa plants. *J. econ. Entomol.*, **33**, 482-485.
- EASTOP V. F., 1973. Biotypes of aphids (in Lowe A. D. Ed.). Perspectives in aphid Biology. *Entomol. Soc. New Zealand, Auckland, Bull. n° 2*, 40-51.
- EVANS W. G., GYRISCO G. G. 1956., Notes on the biology of the pea aphid. *J. econ. Entomol.*, **49**, 878-879.
- FRAZER B. D., 1972. Population dynamics and recognition of biotypes in the pea aphid (Homoptera, Aphididae). *Can. Entomol.*, **104**, 1729-1733.
- HACKEROTT H. L., HARVEY T. L., 1959. Effect of temperature on spotted alfalfa aphid reaction to resistance in alfalfa. *J. econ. Entomol.*, **52**, 949-953.
- HUBERT-DAHL M. L., 1975. Änderung des Wirtswahlverhaltens dreier Biotypen von *Acyrthosiphon pisum* Harris nach Anzucht auf verschiedenen Wirtspflanzen. *Beitr. Entomol.*, **25**, 77-83.

- ISAAK A., SORENSEN E. L., ORTMAN E. E., 1963. Influence of temperature and humidity on resistance in alfalfa to the spotted alfalfa aphid and pea aphid. *J. econ. Entomol.*, **56**, 53-57.
- ISAAK A., SORENSEN E. L., PAINTER R. H., 1965. Stability of resistance to pea aphid and spotted alfalfa aphid in several alfalfa clones under various temperature regimes. *J. econ. Entomol.*, **58**, 140-143.
- MACMURTRY J., 1962. Resistance of alfalfa to spotted alfalfa aphid in relation to environmental factors. *Hilgardia*, **32**, 501-537.
- MACKAUER M., 1973. The population growth of the pea aphid biotype R1 on broad bean and pea (*Homoptera*, *Aphididae*). *Z. angew. Entomol.*, **74**, 343-351.
- MARKKULA M., 1963. Studies on the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris (*Homoptera*, *Aphididae*) with special reference to the differences in the green and red forms. *Ann. agric. Fenn.*, ser. *Anim. nocentia*, **2**, 1-30.
- MARKKULA M., ROUKKA K., 1970. Resistance of plants to the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris. 1. Fecundity of the biotypes on different host plants. *Ann. Agric. Fenn.*, ser. *Anim. noc.*, **9**, 127-132.
- MICHEL M. F., 1973. Importance de la Nutrition chez *Aphelinus* sp. (*Hym. Aphelinidae*). *Entomophaga*, **18**, 349-382.
- MULLER F. P., 1962. Biotypen und Unterarten des « Erbsenlaus » *Acyrtosiphon pisum* Harris. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*, **69**, 129-136.
- MULLER F. P., 1971. Isolationsmechanismen zwischen sympatrischen Rassen am Beispiel der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* Harris (*Homoptera*, *Aphididae*). *Zool. Jb. Syst.*, **98**, 131-152.
- MULLER F. P. et al., 1974. Unterscheidungsmerkmale der Larvenstadien der Grünstreifiger Kartoffelblattlaus *Macrosiphum euphorbiae* Thomas und der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* Harris. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz*, **10**, 197-209.
- MULLER F. P., HUBERT-DAHL M. L., 1973. Wirtspflanzen und Überwinterung eines an Erbse lebenden Biotyps von *Acyrtosiphon pisum* Harris. *Dtsch. Entomol.*, *Z.*, **20**, 321-328.
- PEDERSEN et al., 1975. A comparison of pea aphid resistant and susceptible alfalfas for field performance, saponin concentration, digestibility and insect resistance. *Crop. Sci.*, **15**, 254-256.
- SCHALK J. M., KINDLER S. D., MANGLITZ. G. R., 1969. Temperature and the preference of the spotted alfalfa aphid for resistant and susceptible alfalfa plants. *J. econ. Entomol.*, **62**, 1000-1003.
- STACHERSKA B., 1965. Some notes on the biology of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris. *2nd Sympozjum Afidologiczne*, 21-26.
- WAY M. J., CAMMEL M. E., 1971. Self regulation in aphid populations (in den Boer P. J., Gradwell G. R. Ed). *Dynamics of populations*, PUDOC, Wageningen, 232-242.
- ZACHARDA M., 1973. Morphological changes during the life cycles of the *Viciaeae* inhabiting species of the genus *Acyrtosiphon* Mord., 1914 (*Homoptera*, *Aphididae*). Preliminary note. *Vest. Cesk. Spol. Zool.*, **37**, 76-80.

**Les pucerons *Aphis fabae* Scop. et *Acyrtosiphon pisum* (Harris)
(Homoptère Aphididae)
déprédateurs de la féverole de printemps (*Vicia faba* L.)
dans le Nord-Est de la France :
influence sur le rendement des cultures.
Mécanisme de la déprédation**

Y. BOUCHERY

avec la collaboration technique de F. JACKY
Station de Zoologie, I.N.R.A. 28, rue de Herrlisheim
68021 Colmar Cedex

Résumé

Une expérimentation portant sur quatre années montre que deux pucerons : *Aphis fabae* et *Acyrtosiphon pisum* provoquent des dégâts sur féverole. *Aphis fabae* est l'ennemi le plus dangereux, il peut anéantir la récolte. Il agit en réduisant le poids des grains et en réduisant le nombre de grains par gousse, alors qu'*Acyrtosiphon* n'agit que sur le poids des grains.

Introduction

La féverole est une plante dont la culture a été abandonnée progressivement parce que ses rendements sont très fluctuants, mais surtout en raison des possibilités d'approvisionnement en protéines d'importation à bas prix. Actuellement, les modifications du marché des protéagineux montrent l'intérêt d'une production locale. La féverole de printemps a un rôle à jouer, mais l'extension de sa culture ne se fera que si les fluctuations importantes de rendement sont maîtrisées. Les facteurs agissant sur le rendement envisagés ici sont les pucerons : le puceron noir de la fève *Aphis fabae* Scop. et le puceron vert du pois *Acyrtosiphon pisum* (Harris). L'action de ce dernier est souvent considérée comme négligeable, mais ces observations faites en Alsace montrent que ce n'est pas toujours le cas. *Megoura viciae* (Bckt), par contre ne se rencontre que rarement et ne peut être considéré comme un déprédateur.

Toute intervention contre un ennemi d'une culture doit amener un gain de récolte supérieur au coût de l'intervention. Il faut donc pouvoir estimer le dégât à partir de l'observation de la population du déprédateur. C'est cette étude qui est développée ici, elle est complétée par l'observation du mécanisme de la déprédation qui est toujours précieux pour l'orientation de la lutte.

A. Intensité des dégâts causés par *Aphis fabae*

L'action des insectes sur les plantes est une préoccupation de l'entomologie appliquée. En ce qui concerne la féverole, de nombreux travaux font état de l'action nuisible d'*Aphis fabae* sur les féveroles (Meier, 1971, Picard *et al.*, 1955). Cependant les références permettant d'apprécier les dégâts sont rares.

En Bretagne *Aphis fabae* affecte faiblement la récolte des féveroles de printemps. Fréquemment, il n'y a pas de différences significatives entre les parcelles avec pucerons et les parcelles traitées (Berthelem *et al.*, 1969). Cette faible déprédation des pucerons est due à l'activité des entomophthorales qui anéantissent les colonies avant que celles-ci ne fassent de dégâts (Missonnier *et al.*, 1970 ; Robert *et al.*, 1973 ; Rabasse, Robert, 1975). L'alimentation en eau est, dans ces conditions, considérée comme le facteur clef du rendement. Par contre, Way (1967) en Angleterre, fait état de variations très importantes de rendement. Certaines années, les pucerons n'ont aucun effet sur la récolte alors que d'autres années ils peuvent pratiquement l'anéantir.

En Alsace, les fluctuations de populations d'*Aphis fabae* sont considérables selon les saisons, Les travaux entrepris ont pour but de mesurer l'action des pucerons sur ce qui, finalement intéresse l'agriculteur : le rendement en grains.

Méthode

Le principe consiste à comparer le rendement en grains de parcelles aussi homogènes que possible dont les unes sont soumises à l'attaque naturelle des pucerons et les autres maintenues sans puceron. Le procédé utilisé pour éliminer le facteur puceron est le recours à des insecticides. Les systèmes de protection par filet perturbent considérablement l'expérimentation, en modifiant le climat au niveau de la culture et en empêchant la pollinisation comme l'a montré l'examen de tels essais (Putz et Kuszala, 1973).

Les dispositifs expérimentaux ont été implantés, avec la variété « Strube », sur le domaine du Centre de Recherches de Colmar au milieu des parcelles de grande culture, afin d'éviter les effets de bordure. Les sols sont constitués de loess profonds ayant une bonne réserve utile en eau. Les semis sont faits aux dates normales, c'est-à-dire fin février-début mars.

Les insecticides utilisés ont été de différents types car les dispositifs expérimentaux ont servi, en plus de la mesure de la déprédation, à sélectionner les insecticides pouvant avoir un intérêt pour les agriculteurs. Des contrôles hebdomadaires dans les parcelles traitées nous ont permis de choisir les parcelles n'ayant jamais porté de puceron.

1972.

Six parcelles ont reçu 5 traitements au Parathion à la dose de 200 grammes de matière active par hectare, échelonnés entre le 23 mai et le 20 juin. Elles ont été comparées à 6 parcelles sans traitement. La taille des parcelles est de 5 mètres × 2 mètres, soit 10 mètres carrés dont seulement 6 mètres carrés au centre ont été récoltés pour éliminer l'effet de bordure. Malgré cette précaution, trois parcelles sans

traitement ont subi l'effet de l'insecticide de façon significative à cause de la dérive due au vent. Les résultats du tableau 1 ne font état que des parcelles n'ayant pas subi cet effet.

1973.

Un dispositif de type bloc à 4 répétitions avec des parcelles de 14 mètres carrés, dont 6 mètres carrés seulement ont été récoltés pour éliminer l'effet de bordure, a été traité le 24 mai avec deux insecticides granulés appliqués au sol ; un organophosphoré, le Disulfoton, à raison de 1 kilogramme de matière active par hectare et un carbamate, le Carbofuran à raison de 600 grammes de matière active par hectare.

1974.

Deux champs ont été semés à la même date, l'un a reçu un dispositif couple à 3 répétitions (1974 A) dans lequel sont comparées les parcelles sans traitement à celles qui ont reçu une application de Vamidothion à raison de 500 grammes de matière active par hectare le 20 mai. Une verse importante a obligé à récolter entièrement les parcelles. L'autre (1974 B) a reçu un essai de type couple comportant 4 parcelles témoins et 4 parcelles traitées avec des organophosphorés (Parathion et Mevinphos) (5 mètres $\times$ 3,60 mètres) de manière qu'il n'y ait pas de puceron sur celles-ci.

1975.

Les populations d'*Aphis fabae* restent très faibles, mais *Acyrtosiphon pisum* s'est multiplié abondamment, alors qu'il était en faible nombre les années précédentes. Les parcelles témoins ont été fortement attaquées. Un dispositif bloc à 5 répétitions a permis de comparer au témoin les parcelles traitées au Pirimicarbe le 4 juin (parcelles 5 mètres $\times$ 3,15 mètres surface récoltée : 6,75 mètres-carrés).

Résultats

Le tableau 1 récapitule les rendements obtenus et la densité de pucerons au moment de la culmination des populations. Celles-ci sont exprimées en nombre de pucerons noirs pour un pied de féverole.

1972, 1974.

Les années de forte attaque : 1972 et 1974, l'effet des pucerons est très important, puisque la perte oscille entre 43,2 p. 100 et 85,4 p. 100.

La différence observée entre les deux essais de 1974 s'explique par la conduite différente des deux parcelles. Le champ A a reçu un apport de fumier important en automne (50 tonnes/hectare) et une irrigation, tandis que le champ B n'a reçu ni fumier, ni irrigation, ce qui a intensifié la déprédation des pucerons. La parcelle A a eu une végétation déséquilibrée, les plantes atteignaient plus de 2 mètres de hauteur, avec une production de matière verte très importante, d'où le rendement modeste des parcelles témoins, mais une nuisance moindre des pucerons, car la plante a pu à la fois alimenter les gousses et les pucerons.

1973.

Il n'a pas été observé de différences significatives entre les parcelles traitées au Carbofuran (57,4 quintaux/hectare), celles au Disyston (51,1 quintaux/hectare) et les

TABLEAU 1

Rendements comparés de parcelles exemptes de pucerons et de parcelles attaquées à Colmar

| Année | Parcelles protégées | | Parcelles attaquées | | Signification | Perte de rendement des parcelles attaquées en p. 100 des parcelles protégées | Nombre moyen maximal de pucerons noirs <i>Aphis fabae</i> par pied de féverole |
|--------|---------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|---------------|--|--|
| | Rendement | Poids de 1 000 grains | Rendement | Poids de 1 000 grains | | | |
| 1972 | 29,2 q/ha | 523 g | 16,6 q/ha | 379 g | S. 1 p. 100 | 43,2 p. 100 | 3 400 |
| 1973 | 51,4 q/ha | 724 g | 53,2 q/ha | 711 g | N. S. | — | 504 |
| 1974 A | 30,5 q/ha | 405 g | 12,6 q/ha | 303 g | S. 1 p. 100 | 58,7 p. 100 | 8 000 |
| 1974 B | 36,9 q/ha | 556 g | 5,8 q/ha | 300 g * | S. 1 p. 100 | 85,4 p. 100 | 8 000 |
| 1975 | 47,9 q/ha | 578 g | 37,7 q/ha | 455 g | S. 1 p. 100 | 21,3 p. 100 | 48 ** |

* Chiffre estimé à partir de la droite de régression en raison de données non mesurables car la récolte de grains était nulle dans 2 parcelles.

** Forte attaque d'*Acyrtosiphon pisum*.

parcelles non traitées (53,1 quintaux/hectare). Cela est dû aux faibles populations de pucerons, en moyenne 500 individus par pied. Ce résultat est en accord avec ceux de Rabasse à Rennes (communication personnelle), qui pour une population ne dépassant 600 *Aphis fabae* par pied de féverole n'enregistre aucun dégât.

1975.

La population d'*Aphis fabae* est très faible, cependant l'application d'insecticide a eu un effet significatif sur le rendement, qui pour les parcelles témoins est de 21,3 p. 100 inférieur à celui des parcelles traitées. Ceci est le fait d'une forte attaque de pucerons verts du Pois, *Acyrtosiphon pisum* qui en fin de végétation donnait aux parcelles touchées un aspect flétri et brûlé par le miellat.

Aphis fabae provoque des dégâts les années où les populations sont suffisamment importantes. La confrontation des résultats obtenus à Rennes et à Colmar montre que des populations modérées (600 *Aphis fabae* à la culmination) ne provoquent pas de dégâts.

Critique de la méthode.

La méthode qui consiste à appliquer un insecticide pour éliminer le facteur « puce-ron » est sujette à caution car l'insecticide peut avoir d'autres effets que celui d'entraîner la mort des insectes étudiés. L'insecticide est capable d'agir directement sur la plante en modifiant sa croissance (Bonnemaison, 1956), ou en agissant sur sa composition (Chaboussou, 1961), ou encore en ayant une action phytotoxique. L'insecticide, si celui-ci est incorporé au sol, peut avoir un effet sur les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote comme l'ont montré Selim *et al.*, 1970, pour des organochlorés à dose normale. Enfin, l'insecticide peut tuer d'autres insectes phytophages, dans ce cas

il devient difficile de séparer l'effet d'*Aphis fabae* d'autres ennemis, et notamment d'*Acyrtosiphon pisum*.

Malgré ces défauts, la méthode dans ce cas semble la meilleure, étant donné les résultats des essais réalisés sur l'influence de l'insecticide sur la plante, en éliminant le facteur insecte. En 1971 des essais ont été menés en serre. Des féveroles en pots ont été traitées à l'eau et d'autres au Parathion. Les mesures faites sur la hauteur des plantes 15 jours après le traitement n'ont pas montré de différences significatives. Enfin l'essai au champ fait en 1973 montre que, les pucerons étant en très faible nombre, les produits n'ont pas d'action mesurable sur le rendement. *Les pucerons sont bien, certaines années le facteur clef de la baisse de rendement, pouvant causer des dommages atteignant 85 p. 100 de la récolte potentielle.*

B. Mécanisme de la déprédation

La réduction de rendement peut être due à divers mécanismes : la réduction du poids moyen des grains, la réduction du nombre de gousses et la réduction du nombre de grains par gousse.

1) Influence des pucerons sur le nombre de gousses.

En 1972 des comptages de gousses ont été faits à la maturité dans des parcelles exemptes de pucerons et dans des parcelles avec pucerons. Les résultats ont été comparés statistiquement par le test de comparaison de moyennes (cas des grands échantillons).

TABLEAU 2

Nombre moyen de gousses par pied de féverole

| Répétition | Parcelles
sans pucerons | Parcelles
avec pucerons | Signification |
|---------------|----------------------------|----------------------------|---------------|
| 1 | 8,37 | 8,14 | N. S. |
| 2 | 7,46 | 7,17 | N. S. |
| Signification | N. S. | N. S. | |

Les résultats consignés dans le tableau 2 montrent qu'il n'y a pas de différence dans le nombre de gousses par pied entre les parcelles traitées et les témoins. Il n'y a d'ailleurs pas non plus de différence entre les répétitions, ce qui prouve que la variation individuelle du nombre de gousses est importante.

Les pucerons, même en cas de forte attaque, comme en 1972, ne provoquent globalement pas de coulure dans les conditions expérimentales au champ.

2) Influence des pucerons sur le poids moyen des grains.

Pour les quatre années, le rendement de chaque parcelle élémentaire des essais a été mesuré, ainsi que le poids de 1 000 grains. Le tableau 1 montre que les rendements élevés sont obtenus lorsque le poids de 1 000 grains est élevé. Les pucerons semblent

donc diminuer le poids de 1 000 grains. Afin d'étudier la liaison entre le poids de 1 000 grains et le rendement (action des pucerons) un test de corrélation a été fait entre les couples de données dans toutes les parcelles des essais, essai par essai.

TABLEAU 3

Coefficient de corrélation entre le poids de 1 000 grains et le rendement pour les différents essais

| Année | r | Effectif | r table | | Signification |
|--------|--------|----------|---------|------|---------------|
| | | | 0,05 | 0,01 | |
| 1972 | + 0,92 | 12 | 0,58 | 0,71 | H. S. |
| 1973 | — 0,14 | 24 | 0,42 | | N. S. |
| 1974 A | + 0,92 | 18 | 0,47 | 0,59 | H. S. |
| 1974 B | + 0,96 | 6 | 0,81 | 0,92 | H. S. |
| 1975 | + 0,73 | 25 | 0,40 | 0,51 | H. S. |

En 1972 et 1974, années de fortes pullulations, le coefficient r est très voisin de 1, ce qui traduit une influence très forte des pucerons sur le poids de 1 000 grains, et une relation linéaire entre le poids de 1 000 grains et le rendement. En 1973, il y a indépendance entre les deux variables. En l'absence de fortes populations de pucerons pour une parcelle donnée, le rendement n'est pas lié à la grosseur des grains. En 1975, *Acyrtosiphon pisum* agit sur le rendement en réduisant le poids de 1 000 grains. La figure 1 donne les droites de régression entre le rendement et le poids de 1 000 grains pour 5 essais.

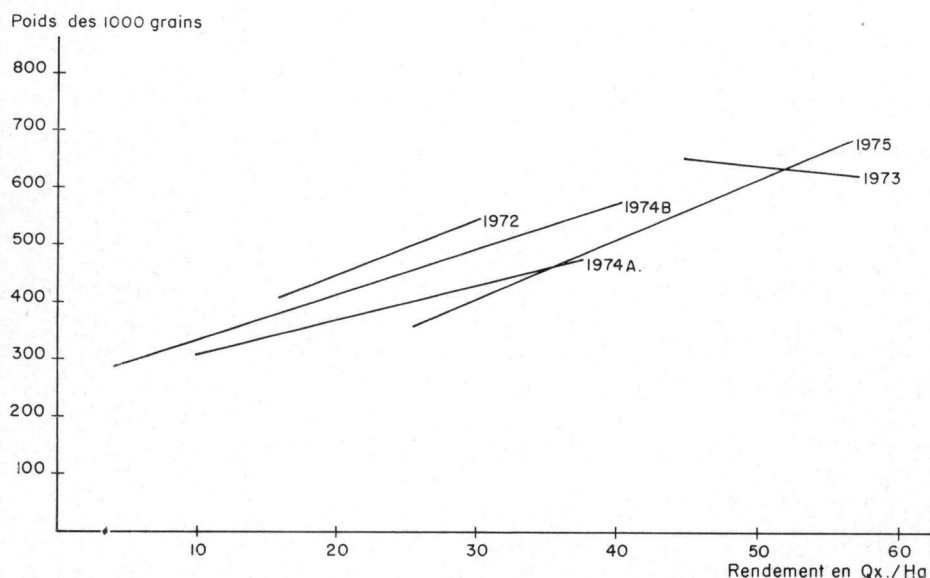


FIG. 1. — Régression entre le poids de 1 000 grains et le rendement.

Les pucerons *Aphis fabae* et *Acyrtosiphon pisum* agissent sur la féverole en provoquant une malnutrition qui réduit le poids des grains.

3) Influence des pucerons sur le nombre de grains par pied.

En 1972, 1973 et 1974 il n'y a pas eu de mesure directe de l'effet des pucerons sur le nombre de grains. Néanmoins il est possible de déduire par le calcul la part de baisse de rendement provenant de la réduction du nombre de grains récoltés. Le rendement est le produit du poids moyen d'un grain par le nombre de grains récoltés. En calculant la baisse de rendement due à la malnutrition (réduction du poids de 1 000 grains) il est possible d'en déduire la baisse de rendement attribuable au nombre de grains puisque la chute de rendement totale est connue. Ceci est consigné dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Evaluation des différents types de réduction de rendement due aux pucerons

| | (1)
Réduction
de rendement
totale | (2)
Réduction
de rendement
due au poids
1 000 grains | (3) = (1)-(2)
Réduction
de rendement estimée
due au nombre
de grains | (3)/(2)
Rapport
des deux facteurs
de réduction
de rendement |
|--------|--|--|--|---|
| 1972 | 43,2 p. 100 | 27,5 p. 100 | 15,7 p. 100 | 0,57 |
| 1973 | — | | | — |
| 1974 A | 58,7 p. 100 | 25,2 p. 100 | 33,5 p. 100 | 1,33 |
| 1974 B | 85,4 p. 100 | 46,0 p. 100 | 39,4 p. 100 | 0,86 |
| 1975 | 21,3 p. 100 | 21,3 p. 100 | 0 p. 100 | 0 |

La réduction de rendement totale est estimée par la méthode décrite dans la première partie (tabl. 1). La réduction de rendement due au poids de 1 000 grains est obtenue en divisant le poids moyen de 1 000 grains des parcelles attaquées par le poids moyen de 1 000 grains des parcelles protégées, multiplié par 100 pour obtenir le pourcentage de rendement attribué au poids de 1 000 grains ; il reste alors, pour avoir la perte de rendement, à soustraire le pourcentage obtenu de 100.

Exemple : en 1972 la réduction due au poids de 1 000 grains est de :

$$100 - \frac{879}{523} \times 100 = 27,5 \text{ p. 100.}$$

La colonne 3 du tableau, obtenue en faisant la différence entre la perte de rendement totale et la perte de rendement due à la réduction de taille des grains, traduit la perte provoquée par la réduction du nombre de grains par le fait des pucerons.

Enfin la colonne 4 donne le rapport entre les deux types de déprédation afin de faire des comparaisons interannuelles.

En dehors de son action sur le poids de 1 000 grains. *Aphis fabae* réduit fortement le nombre de grains par pied de féverole. Or le nombre de gousses par pied n'est pas

altéré, cette réduction se traduit par une réduction du nombre de grains par gousse, comme l'illustre la figure 2.

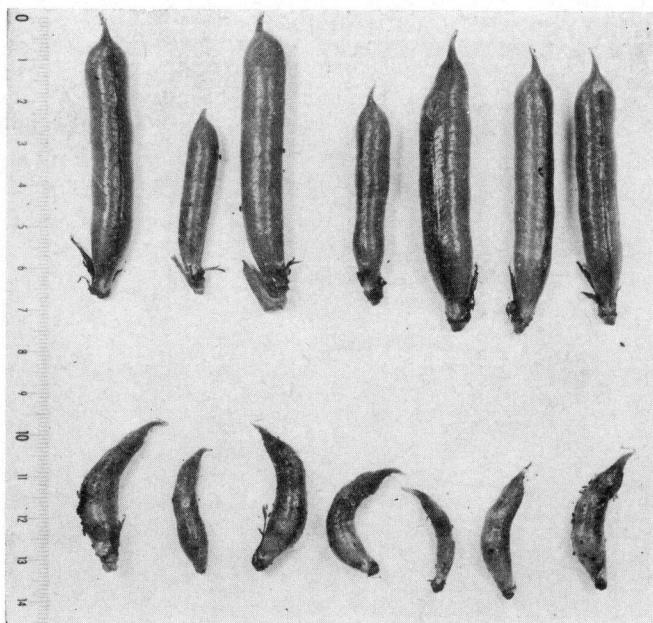


FIG. 2. — Gosses prélevées au hasard à la même date, en haut sur des fêveroles sans puceron, en bas sur des fêveroles attaquées.

En 1975 l'attaque d'*Aphis fabae*, beaucoup plus faible qu'en 1973, est négligeable. Seul *Acyrtosiphon pisum* a une action. Il n'affecte pas du tout le nombre de grains récoltés comme le montre la colonne 3 du tableau 4. Cette mesure a été complétée par des comptages faits sur 40 pieds de fêverole prélevés dans les parcelles protégées et 40 pieds prélevés dans des parcelles attaquées avec quatre répétitions. Les comparaisons de moyennes du poids des grains ont donné des différences fortement significatives. Les grains des parcelles protégées sont plus gros que ceux des parcelles attaquées (tabl. 5).

En ce qui concerne le nombre de grains par pied, dans un cas seulement ceux-ci sont plus nombreux sur la parcelle attaquée, ceci est probablement dû à une hétérogénéité de l'essai.

Acyrtosiphon pisum agit sur le poids de 1 000 grains, mais contrairement à *Aphis fabae*, il n'agit pas sur le nombre de grains récoltés.

La comparaison des deux types de déprédation, réduction du poids de 1 000 grains et réduction du nombre de grains est donnée par l'indice de la colonne 4 du tableau 4. Il est intéressant de constater que pour 1972 et 1974 B, où les parcelles sont en culture sèche avec de fortes populations de pucerons, les rapports sont relativement proches (0,57 et 0,86), c'est-à-dire que dans des conditions de culture similaires, *Aphis fabae* agit sur la récolte en réduisant le poids de 1 000 grains et le nombre de grains de manière semblable. La comparaison des parcelles A et B de 1974 soumises à la même attaque de pucerons, montre que les rapports sont plus éloignés (1,33 et 0,86), c'est-à-dire que

TABLEAU 5

Poids de 1 000 grains en grammes et nombre de grains moyens par pied de féverole. Les observations portent sur 40 pieds de féverole prélevés dans des parcelles attaquées en 1975 par *Acyrtosiphon pisum* et des parcelles protégées, avec 4 répétitions

| | Répétition | Parcelle attaquée | Parcelle protégée | Signification |
|--|------------|-------------------|-------------------|---------------|
| Poids de 1 000 grains
(en g) | 1 | 480 | 600 | H. S. |
| | 2 | 390 | 570 | H. S. |
| | 3 | 400 | 630 | H. S. |
| | 4 | 500 | 610 | H. S. |
| Nombre de grains
par pied de féverole | 1 | 29,7 | 24,1 | N. S. |
| | 2 | 23,1 | 22,8 | N. S. |
| | 3 | 26,7 | 17,6 | S. |
| | 4 | 24,5 | 22,3 | N. S. |

N. S. = Non Significatif au seuil 0,05.
S. = Significatif au seuil 0,01.
H. S. = Significatif au seuil 0,000 1.

la réduction du poids de 1 000 grains est relativement moins importante en A, ce qui se traduit par une pente plus faible sur la figure 1. Ceci s'explique par l'effet de l'irrigation et de la bonne structure du sol qui a provoqué un très fort développement de l'appareil végétatif ; or il y a antagonisme entre l'appareil végétatif et les grains comme le montre Ishag (1973). En effet, si les parcelles protégées de l'essai A ont eu un rendement moindre que les parcelles protégées de l'essai B, les plantes attaquées de A ont pu alimenter à la fois les pucerons et leurs gousses.

Le cas de l'année 1975 est très intéressant car il montre que la chute de rendement est due entièrement à la réduction du poids de 1 000 grains. Cette seule altération de la taille des grains est la conséquence du comportement d'*Acyrtosiphon pisum* qui se localise à la partie apicale de la plante et non sur les gousses. Son action est essentiellement due à ses prélèvements de sève alors qu'*Aphis fabae*, s'il vit au début de l'attaque en formant un manchon sur la partie apicale de la tige, gagne rapidement la face inférieure des feuilles et les jeunes gousses en formation, il y a un effet direct de piqûre sur les gousses qui s'ajoute aux prélèvements de sève. Ceux-ci peuvent être très élevés. Ce phénomène est à rapprocher de l'action des cuscutes, décrite par Wolswinkel (1974), qui, en ponctionnant le phloème, inhibe la croissance des gousses, par des prélèvements de substances carbonées.

Conclusions

En Alsace, les observations montrent que les années de fortes pullulations, les dégâts peuvent atteindre 85 p. 100 de la récolte, dans ce cas une intervention est

indispensable ; à l'inverse, les autres années elle ne l'est pas du tout. *Aphis fabae* est le facteur principal de variation de rendement avant l'alimentation en eau. Ces résultats sont valables pour l'Alsace mais aussi pour une zone beaucoup plus étendue comme l'ont montré les observations faites parallèlement en Lorraine et dans le Nord de la France. La régularisation des rendements de la féverole implique de maîtriser les pucerons. Cependant le caractère fluctuant des niveaux de populations de pucerons montre que les interventions à l'aide d'insecticide ne doivent avoir aucun caractère systématique.

Aphis fabae agit sur la récolte en diminuant le poids de 1 000 grains de façon variable en fonction des conditions édaphiques de la plante. Il agit aussi en s'attaquant directement aux gousses et en provoquant l'avortement d'un pourcentage de grains pouvant atteindre 30 p. 100.

Enfin il faut souligner qu'*Acyrtosiphon pisum* généralement considéré comme peu nuisible est capable de provoquer des dégâts atteignant 20 p. 100 de la récolte.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Remerciements

Nous tenons tout particulièrement à remercier M. M. Eichinger, Directeur du domaine expérimental du centre de Colmar qui nous a toujours apporté son aide pour l'implantation des dispositifs expérimentaux, ainsi que M. J. Picard, Directeur de la Station d'amélioration des plantes de Dijon qui s'est intéressé à ce travail et qui a participé à son financement.

Summary

The aphids Aphis fabae Scop and Acyrthosiphon pisum Harris (Homoptera, Aphididae) pests of Vicia faba L. in the north-eastern France : Action on the yield, nature of damage

Experiments carried out over four years show that two aphids : *Aphis fabae* and *Acyrtosiphon pisum* reduce the yield of horse bean. *Aphis fabae* is the most dangerous enemy, it can destroy the harvest. It reduces the weight of grains and the number of grains per pod, whilst *Acyrtosiphon* only reduces weight of grains.

Références bibliographiques

- BERTHELEM P., MISSONNIER J., ROBERT Y., 1969. Le puceron noir de la Fève *Aphis fabae* Scop. (Homoptera Aphididae) et la culture de la féverole de printemps (*Vicia faba* L.). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **1**, 183-196.
- BONNEMAISON L., 1956. Possibilité d'emploi des insecticides endothérapeutiques en vue de la protection des plantes contre les maladies à virus. *Ann. Epiphyties.*, **7**, 563-640.
- CHABOUSSOU F., 1961. Influence de certains produits insecticides utilisés en traitement de la vigne sur la multiplication de *Panonychus ulmi* Koch (Acarien Tetranychidae). *C. R. Ac. Sc.*, 2313-2315.
- ISHAG H. M., 1973. Physiology of seed yield in field beans (*Vicia faba* L.) II. Dry matter production. *J. agric. Sci. Camb.*, **80**, 191-199.
- MEIER W., 1971. « Schwarze Läuse » in Feldkulturen und in Feldgemüsebau. *Mitt. Schweiz. Landwirtschaft*, 3-19.
- MISSONNIER J., ROBERT Y., THOIZON G., 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à entomophthorales chez trois aphides : *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* Börner et *Myzus persicae* (Sulz.). *Entomophaga*, **15** (2), 169-190.

- PICARD J., BERTHELEM P., FELIX L., 1955. Culture de la féverole-grain. Quelques données d'expérimentation réalisée en 1952, 1953 et 1954 dans la moitié nord de la France. *Ann. Amélior. Plant.*, **5** (1), 79-102.
- PUTZ C., KUSZALA M., 1973. Deux nouveaux virus attaquant la féverole *Vicia faba* L. en France. I. Essais d'identification et d'évaluation de leur importance économique. *Ann. Phytopathol.*, **5**, 447-460.
- RABASSE J. M., ROBERT Y., 1975. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* dans l'Ouest de la France. Incidence des mycoses à *Entomophthora* sur les populations des hôtes primaires et de la féverole de printemps. *Entomophaga*, **20**, 49-63.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., SCHELTES P., 1973. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* Scop. dans l'Ouest de la France. 1. Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur féverole de printemps. *Entomophaga*, **18**, 61-75.
- SELIM K. G., MAHMOUD S. A. Z., EL-MOKADEM MEHRESHAN T., 1970. Effect of Dieldrin and Lindane on the Growth and Nodulation of *Vicia faba*. *Plant Soil*, **33**, 325-329.
- WAYS M. J., 1967. The nature and causes of annual fluctuations in numbers of *Aphis fabae* Scop. on field beans (*Vicia faba*). *Ann. appl. Biol.*, **59**, 175-188.
- WOLSWINKEL P., 1974. Complete inhibition of setting and growth of fruits of *Vicia faba* L., resulting from the draining of the Phloem system by cuscute species. *Acta Bot. Neerl.*, **23**, (1), 48-60.
-

Action du propoxur sur la reproduction de *Blattella germanica* (L.)

J. L. RIVIÈRE

avec la collaboration technique de Jocelyne FERNANDEZ
Laboratoire de Phytopharmacie, Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.
78000 Versailles

Résumé

Le propoxur (carbamate insecticide) provoque une baisse de fécondité chez les femelles de *Blattella germanica* exposées à ce produit. L'étude morphométrique et anatomique des ovaires indique une absence de vitellogénèse et suggère l'hypothèse d'une lésion endocrine. L'utilisation d'un analogue d'hormone juvénile pour pallier artificiellement cette lésion n'a pas donné de résultats concluants.

Introduction

Les effets d'un traitement insecticide sur une population d'insectes ne se limitent pas à la mortalité d'un certain nombre d'individus. La fraction survivante peut présenter des désordres fonctionnels, plus ou moins profonds et durables, désignés généralement sous le nom d'effets sublétaux. Les manifestations les plus évidentes de ces effets sublétaux sont visibles au niveau de la reproduction, et, selon les produits, les doses et les insectes, des modifications de la fécondité et de la fertilité sont assez fréquemment observées (Moriarty, 1969).

Le cas particulier analysé ici est celui d'un carbamate insecticide, le propoxur utilisé essentiellement dans la lutte contre les insectes domestiques. Dans son principe, l'expérimentation a consisté à traiter des lots de femelles de *Blattella germanica* par des doses croissantes d'insecticide, puis à comparer l'importance numérique des pontes et des descendants des femelles survivantes.

La mesure des ovocytes basaux, effectuée sur d'autres lots, a servi de critère pour apprécier le développement ovarien. Enfin dans l'hypothèse d'une défaillance de la production d'hormone gonadotrope par le système neuroendocrine, un essai a été tenté pour y remédier par une application continue d'un analogue synthétique.

I. Matériel et Méthodes

1) Les conditions d'élevage et les caractéristiques biologiques de la souche de *B. germanica* ont été décrites en détail par Rivière (1976).

2) Les pesticides utilisés sont de qualité technique

- propoxur : o-isopropoxyphényl N-méthylcarbamate (98 p. 100 ; Bayer)
- méthoprène (Altosid^(R), ZR-515 ; ZOECON Corp.)

3) Le traitement insecticide est effectué sur des femelles âgées de 24 heures maximum par application topique (1 microlitre) d'une solution acétonique de propoxur après anesthésie au CO₂. Deux lots sont utilisés comme contrôle : l'un subit l'anesthésie au CO₂, l'autre reçoit en plus 1 microlitre d'acétone pure.

Après le traitement, les insectes sont répartis dans des béciers de 250 millilitres, à raison de 10 femelles et 10 mâles (ceux-ci du même âge que les femelles, mais indemnes de tout traitement) par bécier. Les insectes sont maintenus en élevage à 30 °C, 65 p. 100 H. R., avec eau et nourriture à volonté, pendant 6 jours.

Le 6^e jour après le traitement, la mortalité est évaluée et les femelles survivantes sont, soit pesées et disséquées immédiatement, soit remises en élevage jusqu'à la ponte de la 1^{re} oothèque et le développement des œufs de cette oothèque.

Dans les lots témoins, la ponte intervient le 7^e ou 8^e jour et l'éclosion des jeunes entre le 23^e et le 25^e jour après la mue imaginale.

Pour chaque dose, il a été traité un nombre de femelles suffisant pour obtenir des lots de 50 survivantes. Postérieurement au 6^e jour, la mortalité des insectes traités est négligeable (2 femelles sur 300).

4) L'effet du traitement sur la fécondité et la fertilité est estimé par 2 paramètres :

- *Le pourcentage de femelles* qui ne pondent pas : une femelle est considérée comme telle si elle n'a pas formé d'oothèque dans les 20 jours suivant la mue imaginale.
- *Le nombre de jeunes éclos* pour la 1^{re} oothèque.

5) L'état de développement des ovaires est apprécié d'après la taille des ovocytes basaux. Le 6^e jour, après pesée individuelle des insectes, les ovaires sont disséqués, fixés au Bouin aqueux 24 heures, déshydratés et conservés dans le n-butanol avant d'être mesurés à l'oculaire micrométrique. Chaque valeur est la moyenne de 3 mesures sur des ovocytes différents du même ovaire. Le développement des ovocytes est synchrone de sorte que les ovocytes basaux ont tous sensiblement la même taille. Les valeurs obtenues, en unités arbitraires, sont groupées en classes.

6) Le traitement avec le méthoprène se fait par incorporation du produit dans la nourriture à la concentration désirée. Les insectes consomment cette nourriture traitée pendant les 6 jours de leur maintien en élevage.

II. Résultats

Pour les femelles survivantes, les conséquences d'un traitement au propoxur sont les suivantes :

— La proportion de femelles qui ne pondent pas s'élève d'une manière très significative avec la dose (tabl. 1).

— A l'éclosion, le nombre de jeunes par oothèque a tendance à diminuer quand la dose croît, mais les valeurs obtenues ne sont pas significativement différentes (tabl. 2).

TABLEAU 1

Action du propoxur sur la ponte des femelles de Blattella germanica

| Doses
(μ g/femelle) | p. 100
de mortalité
(à 6 jours) | Nombre
de femelles
survivantes
testées | Femelles stériles | | |
|------------------------------|---------------------------------------|---|-------------------|-----------------------|-------------------------------------|
| | | | Total | p. 100
des testées | p. 100 de la
population initiale |
| CO ₂ | 0 | 50 | 5 | 10 | 10 |
| Acétone + CO ₂ .. | 0 | 49 | 5 | 12 | 12 |
| 0,36 | 46 | 50 | 6 | 12 | 6 |
| 0,55 | 60 | 49 | 9 | 18 | 7 |
| 0,85 | 62 | 50 | 17 | 34 | 13 |
| 1,35 | 74 | 50 | 23 | 46 | 12 |

TABLEAU 2

Action du propoxur sur l'éclosion des jeunes larves de Blattella germanica

| Doses
(μ g/femelle) | Nombre
de femelles
survivantes
testées | Nombre
de jeunes
(total) | Nombre
d'oothèques
pondues | Nombre
de jeunes
par oothèque |
|---------------------------------|---|--------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|
| CO ₂ | 50 | 1 248 | 45 | 27,7 $\pm$ 2,6 |
| Acétone + CO ₂ | 49 | 1 135 | 44 | 25,8 $\pm$ 2,5 |
| 0,36 | 50 | 1 336 | 44 | 30,4 $\pm$ 2,0 |
| 0,55 | 49 | 1 064 | 40 | 26,6 $\pm$ 3,6 |
| 0,85 | 50 | 863 | 33 | 26,1 $\pm$ 3,2 |
| 1,35 | 50 | 644 | 27 | 23,8 $\pm$ 5,0 |

— Le poids des femelles diminue nettement quand la dose augmente (tabl. 3). Il en est de même pour la taille des ovocytes basaux (fig. 1).

— La dissection des individus traités montre la présence d'ovaires peu ou pas développés. Aucune lésion pathologique n'a pu être relevée (atrésie, développement asynchrone).

— L'incorporation de méthoprène au régime, après traitement à la plus forte dose de propoxur, ne modifie pas sensiblement les résultats obtenus (tabl. 4). La taille des ovaires n'est pas significativement différente dans les différents essais ; on constate seulement une légère augmentation de poids avec 100 ppm de méthoprène.

TABLEAU 3

Action du propoxur sur le poids des femelles (à 6 jours)

| Doses
(μ g/femelle) | Poids *
(mg) |
|---------------------------------|--------------------|
| CO ₂ | 99.0 ^a |
| Acétone + CO ₂ | 94.8 ^a |
| 0,30 | 91.5 ^{ab} |
| 0,50 | 83.6 ^b |
| 0,84 | 63.6 ^c |
| 1,40 | 67.8 ^c |

* Les moyennes suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes entre elles (ppds ; P = 0,05).

TABLEAU 4

Action du méthoprène (à différentes concentrations dans la nourriture) sur le poids et la taille des ovaires de femelles de Blattella germanica prétraitées avec 1,4 μ g/femelle de propoxur

| Doses
(ppm) | Nombre
de femelles
survivantes
testées | Poids
(mg) | Taille
des ovaires
(unités) |
|----------------|---|---------------|-----------------------------------|
| 0 | 23 | 61,7 | 29,4 |
| 1 | 23 | 62,7 | 26,6 |
| 3 | 19 | 64,1 | 30,7 |
| 10 | 24 | 61,0 | 27,8 |
| 33 | 20 | 60,0 | 27,8 |
| 100 | 25 | 72,8 | 32,6 |

III. Essai d'interprétation de ces données

On peut supposer 3 causes principales à ce phénomène : le principe même du test élimine une partie de la population, ce qui pourrait laisser subsister un important pourcentage de femelles stériles, uniquement par le jeu de la *sélection*. On peut également envisager un *effet indirect* de l'insecticide au niveau de la prise de nourriture, et enfin un *effet direct* sur le développement ovarien.

1. La sélection

Il existe toujours dans les populations naturelles un faible pourcentage de femelles stériles. La sélection par un traitement insecticide pourrait favoriser ces individus, en supposant que les caractères « *sterile* » et « *résistance au propoxur* » soient liés. Cette hypothèse, bien que peu probable ne peut être définitivement écartée dans notre essai : si nous rapportons le nombre de femelles stériles au total de la population traitée, les pourcentages ne varient pas significativement (données du tabl. 1 ; $\chi^2 = 4,08$).

Les données de Georghiou (1965), sont plus explicites de ce point de vue : le propoxur appliqué sur *Musca domestica* à des doses très faibles (1/2 DL 10) provoque une baisse de la ponte journalière de 25 p. 100, différence qui ne peut être expliquée par le seul jeu du facteur sélectif.

2. La prise de nourriture

Blattella germanica doit s'alimenter pour pondre, le jeûne provoque l'arrêt de la croissance ovarienne. Nous n'avons pas fait d'essai particulier pour vérifier si le propoxur perturbait la prise de nourriture. Georghiou (1965) indique que l'isolane diminue la prise de nourriture chez *Musca domestica*, toutefois, il ajoute que cette explication ne peut à elle seule rendre compte du phénomène de stérilisation qu'il a observé.

3. Le développement ovarien et la vitellogénèse

Chez *Blattella germanica*, la vitellogénèse est sous la dépendance de l'hormone juvénile sécrétée par les *corpora allata*. Les protéines spécifiques (vitellogénines) sont formées par le corps gras et concentrées sélectivement dans l'ovocyte basal par pino-cytose (Engelmann, 1970). Un arrêt de la sécrétion d'hormone juvénile ou un désordre dans son utilisation entraîne l'arrêt de la vitellogénèse et le maintien des ovaires à un état immature.

Les caractéristiques de la stérilisation par le propoxur peuvent s'expliquer plus facilement par une perturbation neuroendocrine. De telles perturbations, à la suite de traitements insecticides, avaient déjà été remarquées par quelques auteurs (Kuipers, 1962 ; Ramade, 1967 ; Casida *et al.*, 1971 ; Moriarty, 1971).

L'utilisation des vitellogénines par l'ovaire ne semble pas être en cause : une synthèse normale, avec accumulation pathologique des protéines dans le corps gras ou l'hémolymph se serait traduite par une croissance pondérale identique à toutes les doses, ce qui n'est pas le cas (tabl. 3).

Dans l'hypothèse d'un blocage de la production d'hormone juvénile, nous avons tenté de rétablir la vitellogénèse par application continue d'un analogue de synthèse. Bien que l'effet gonadotrope de l'hormone juvénile ait été définitivement prouvé chez cette espèce (Kunkel, 1973), les résultats ont été peu satisfaisants et nous n'avons pu montrer une amélioration de la ponte : la seule valeur significative est un léger accroissement du poids à la dose la plus forte. L'inefficacité du traitement au méthoprène peut être due à des doses ou à des périodes d'application incorrectes, sinon à une structure inadéquate de l'analogue utilisé.

IV. Conclusion

Les doses sublétales d'insecticides perturbent visiblement le comportement des insectes : la stérilité provoquée par le propoxur et d'autres insecticides (Moriarty, 1969) est une manifestation de ces désordres internes. L'explication physiologique reste cependant obscure : l'anatomie et la biométrie indiquent seulement un arrêt dans le développement ovarien. L'explication la plus plausible reste celle d'un mauvais fonctionnement des *corpora allata* bien que nous n'ayons pu en apporter la preuve directe.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Summary

Effect of propoxur on the reproduction of Blattella germanica (L.)

The Propoxur (insecticide carbamate) induced a drop in the fecundity of the females of *Blattella germanica* exposed to this product. The morphometric and anatomical study of the ovaries revealed an absence of vitellogenesis and suggested the hypothesis of an endocrine lesion. The use of a juvenile hormone analogue to palliate this lesion artificially gave no decisive results.

Références bibliographiques

- CASIDA J. E., MADDRELL S. H. P., 1971. Diuretic hormone release on poisoning *Rhodnius* with insecticide chemicals. *Pestic. biochem. physiol.*, **1**, 71-83.
- ENGELMANN, F., 1970. The physiology of insect reproduction. Pergamon Press Ed.
- GEORGHIOU G. P., 1965. Effects of carbamates on housefly fecundity, longevity and food intake. *J. Econ. entomol.*, **58**, 58-62.
- KUIPERS J., 1962. Het effect van sublethale doses van DDT en parathion op de eiproduktie van de Coloradokever (*L. decemlineata* Say). Meded. Landbouwhogeschool Opzoekingsstaat Gent, **27**, 908.
- KUNKEL, J. G., 1973. Gonadotrophic effect of juvenile hormone in *Blattella germanica* : a rapid, simple, quantitative bioassay. *J. insect. Physiol.*, **19**, 1285-1297.
- MORIARTY F., 1969. The sublethal effects of synthetic insecticides on insects. *Biol. Rev.*, **44**, 321-357.
- MORIARTY F., 1971. The effect of dieldrin on the *Corpora allata* on the American cockroach, *Periplaneta americana*. *Pest. Biochem. Physiol.*, **1**, 389-400.
- RAMADE F., 1967. Contribution à l'étude du mode d'action de certains insecticides de synthèse, plus particulièrement du lindane et des phénomènes de résistance à ces composés chez *Musca domestica*. Thèse, Paris 267 p.
- RIVIÈRE J. L., 1976. Les effets secondaires des pesticides agricoles I. — Action de quelques fongicides sur le développement et la fécondité de *Blattella germanica* (L.) *Ann. Zool. Ecol. anim.* **8**, 331-338.

Observations sur la biologie de *Dioryctria mutarella* Fuchs (*Lepidoptera Phycitidae*), ravageur des pousses et des cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau

P. J. CHARLES et A. ROQUES

avec la collaboration technique de J.-P. RAIMBAULT

Station de Zoologie et de Biocénologie forestières, Centre de Recherches forestières d'Orléans. I.N.R.A.,
Ardon, 45160 Olivet

Résumé

Dioryctria mutarella est un ravageur peu abondant dans les jeunes pousses et plus fréquent dans les cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau, où son attaque secondaire à celle de *Gravitarmata margarotana* et de *Pissodes validirostris* peut devenir primaire ; elle était responsable de la destruction de 1 à 10 p. 100 des cônes en 1974 dans les parcelles étudiées.

Le cycle évolutif comporte généralement 5 stades larvaires, parfois 1 ou 2 stades surnuméraires ; en fonction des facteurs climatiques de l'année, l'espèce peut hiverner à n'importe quel stade larvaire ; elle présente généralement 2 générations annuelles.

Le complexe parasitaire de *D. mutarella* qui assure jusqu'à 70 p. 100 de mortalité des chenilles comporte *Ascogaster armatus* (Braconidae), *Rhopalicus guttatus* (Pteromalidae), *Actia nudibasis* (Tachinidae), et l'hyperparasite *Perilampus tristis* (Perilampidae). Ces deux dernières espèces qui appartiennent au complexe parasitaire de la Tordeuse des Pousses *Rhyacionia buoliana* ont la possibilité de développer des cycles annuels complexes en passant alternativement d'un hôte à l'autre.

Introduction

Dans le cadre de la RCP 165 « Productivité d'Ecosystème en forêt de Fontainebleau » (Pr. Lemée) nous avons approfondi l'étude des ravageurs des bourgeons et des pousses de pin sylvestre, particulièrement *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) et des insectes des cônes du pin sylvestre. Les observations que nous avons effectuées dans la nature et au laboratoire nous permettent d'apporter des précisions sur la biologie de *Dioryctria mutarella* Fuchs (Lépidoptère, *Pyrilidae*). Les placettes d'observation et les techniques d'étude ont été précédemment décrites (Charles, Delobel et Raimbault, 1970 ; Roques 1975 ; Roques, sous presse).

I. Position de l'espèce ; le genre *Dioryctria*

Décrite comme une variété de *Dioryctria abietella* (Schiff.) par Fuchs en 1903, *D. mutarella* n'a été que récemment considérée comme une espèce distincte (Lhomme, 1935), bien que dès 1914 certains auteurs (Thomann in Escherich, 1931) lui aient

attribué ce rang, mais en se fondant principalement sur des critères morphologiques comme le dessin plus uniforme et plus diffus et la teinte de fond gris-bleu des ailes antérieures.

L'espèce est présente dans toute l'Europe occidentale et septentrionale où elle a été rencontrée principalement sur *Pinus silvestris* à la fois dans les jeunes pousses et dans les cônes (Lhomme, 1935 ; Zocchi, 1963). A Fontainebleau, nous l'avons surtout rencontrée sur pin sylvestre mais également dans les pousses et les inflorescences mâles de *Pinus pinaster*.

Le régime alimentaire aux dépens d'organes variés des conifères est fréquent chez le genre *Dioryctria*, dont certaines espèces, comme *D. amatella* (Hulst) en Amérique du Nord et *D. abietella* (Schiff.) en Europe, en Asie et en Amérique du Nord, peuvent consommer à la fois les fleurs mâles, les cônes sains, les cônes attaqués par *Cronartium strobilinum*, les pousses saines, les rameaux portant des blessures ou des chancres à *Cronartium fusiforme* (Coulson et Franklin, 1970).

Toutefois, les dégâts les plus fréquents des *Dioryctria* se produisent sur les cônes ; parmi les 6 espèces européennes, 4 attaquent principalement ou exclusivement les cônes : *D. abietella* (Schiff.) sur divers *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus* et *Pseudotsuga* (Zocchi, 1963), *D. mendacella* (Stgr.) en Europe méridionale sur *Pinus pinea*, *P. pinaster* et *P. halepensis* (de Viedma, 1961 ; Zocchi, 1963 ; Canakcioglu, 1968) ; *D. pineae* (Stgr.) en Europe méridionale sur les mêmes arbres (Zocchi, 1963) et *D. mutarella* (Fuchs). Les 2 autres espèces européennes, *D. sylvestrella* (Ratz) = *splendidella* (H. S.) et *D. schützeella* (Fuchs) attaquent respectivement les troncs et les aiguilles de différents conifères, où elles provoquent des écoulements de résine caractéristiques (Zocchi, 1963).

Une trentaine d'autres espèces ont été décrites, principalement en Amérique du Nord, où une importante littérature consacrée à leur biologie et à l'estimation de leurs dégâts, met en évidence leur rôle souvent prépondérant dans la destruction des cônes et graines de nombreuses espèces de résineux, principalement de pins ; les 5 espèces les plus nuisibles, outre *D. abietella* y sont : *D. amatella* (Hulst) sur *Pinus echinata*, *P. elliotii*, *P. palustris* et *P. taeda* (Sartor, 1971) ; *D. clarioralis* (Walker) sur les mêmes espèces et pouvant détruire jusqu'à 47 p. 100 des cônes de *P. taeda* dans le Michigan (Kucera, 1972) ; *D. disclosa* (Heinrich) sur *P. banksiana*, *P. palustris*, *P. rigida*, *P. silvestris*, *P. virginiana* (Farrier et Tauber, 1953 ; Neunzig, Cashatt et Matuza, 1964) et pouvant occasionner des dégâts importants sur *P. resinosa* (Lyons, 1957 ; Mattson, 1972), *P. echinata* et *P. taeda* (Neel et Sartor, 1969) ; *D. reniculella* (Grote) sur différentes espèces d'*Abies* et de *Picea* au Canada (MacLeod et Daviault, 1963) ; et *D. zimmermani* (Grote) sur *P. echinata* (Coulson et Franklin, 1970), *P. nigra*, *ponderosa*, *resinosa*, *rigida*, *silvestris* (Craighead, 1950) et *P. taeda* (Kucera, 1972).

II. Cycle évolutif de *Dioryctria mutarella* à Fontainebleau

La littérature ne comporte guère de données sur la biologie de *Dioryctria mutarella* ; Escherich (1931) la considère comme une variété de *D. abietella* ; il rapporte que Thoman, qui la considèrerait comme une espèce distincte, décrit ainsi son développement : — « la jeune chenille vit en automne dans les rameaux d'un an dans lesquels elle hiverne en milieu de développement. Après avoir effectué la dernière mue au printemps suivant (fin mars ou début avril) elle se rend à la base des bourgeons d'un nouveau rameau, s'y introduit entre le bois et l'écorce et creuse une galerie à l'intérieur des bourgeons où la

nymphose se déroule. Ce développement semble être la règle chez mutatella ». Zocchi (1973) se contente de reprendre les mêmes affirmations, la rareté de *D. mutatella* en Italie ne lui ayant pas permis d'y développer des observations aussi poussées que sur les autres espèces.

En réalité, il apparaît que la biologie de cette espèce est beaucoup plus complexe. Nous l'avons d'abord observée en petite quantité dans les jeunes pousses de pin sylvestre où ses dégâts se confondent avec ceux de *R. buoliana* (Charles, Delobel et Raimbault, 1970) puis dans les cônes où elle est beaucoup plus fréquente (Laberche, 1971 ; Hérard, 1972 ; Roques, 1973). Nous avons alors étudié le cycle évolutif de *D. mutatella* simultanément dans la nature, par prélèvement hebdomadaire de 25 cônes attaqués, et au laboratoire, par élevage sur milieu semi-synthétique ⁽¹⁾ (Roques, 1975 ; Roques, 1976).

2.1 Détermination du nombre de stades larvaires

La mesure systématique de la largeur des capsules céphaliques sur les larves d'élevage lors de chaque mue (toutes les capsules étant intactes sauf celles du dernier stade larvaire), ainsi que les mesures directement effectuées sur les chenilles prélevées dans la nature, conduisent à la conclusion que l'espèce présente généralement 5 stades larvaires (fig. 1). Mais une ou deux mues supplémentaires (fig. 2) peuvent se produire, dans des circonstances particulières que nous examinerons plus loin. Le tableau 1 récapitule les mensurations effectuées sur les stades larvaires :

TABLEAU 1

| Stade | Nombre de chenilles étudiées | Largeur de la capsule céphalique (mm) | | |
|----------------------|------------------------------|---------------------------------------|--------------|----------|
| | | Moyenne | Intervalle | σ |
| I | 27 | 0,27 | 0,22-0,36 mm | 0,04 |
| II | 34 | 0,46 | 0,38-0,50 mm | 0,04 |
| III | 87 | 0,73 | 0,58-0,90 mm | 0,10 |
| IV | 115 | 1,04 | 0,88-1,20 mm | 0,09 |
| V | 102 | 1,31 | 1,12-1,80 mm | 0,12 |
| VI
(surnuméraire) | 42 | 1,88 | 1,50-1,90 mm | 0,09 |

2.2 Description des différents stades larvaires

Le corps des chenilles de 1^{er} et 2^e stades est blanc laiteux, seule la capsule céphalique et l'écusson prothoracique sont sclérifiés et de couleur brun orange plus ou moins foncé : les verrues sétigères situées en avant et en arrière des stigmates, faiblement sclérifiées, semblent former deux lignes longitudinales allant du prothorax à l'extrémité abdominale. Les stigmates 1 et 9 sont nettement plus gros que les autres.

⁽¹⁾ Il s'agit du milieu mis au point par Poitout et Bues (1970) enrichi comme suit : eau : 200 cc ; agar : 10 g ; levure de bière : 11 g ; nipagine : 1 g ; acide benzoïque : 1 g ; Semoule de maïs : 22 g ; germe de blé : 44 g ; acide ascorbique : 0,6 g ; poudre de cône : 22 g.

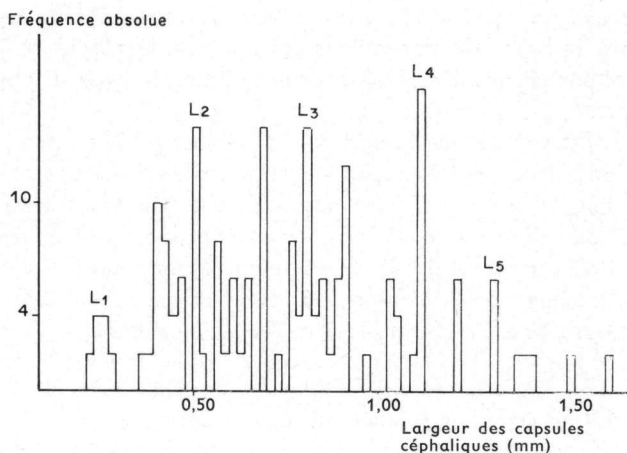


FIG. 1. — Détermination du nombre de stades larvaires de *D. mutatella* par la mesure de la largeur des capsules céphalique ($n = 106$). Première génération 1974.

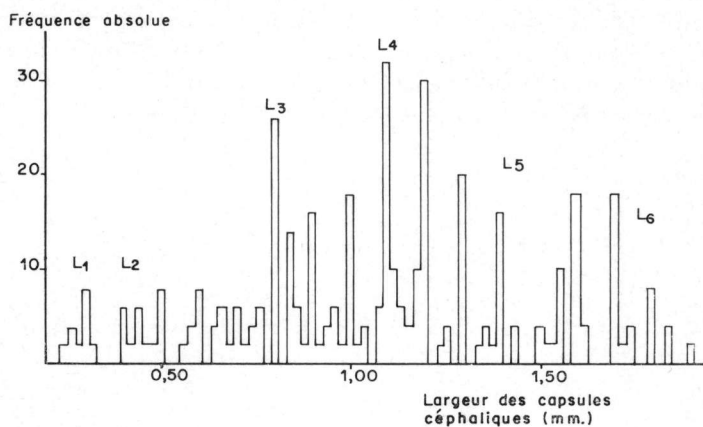
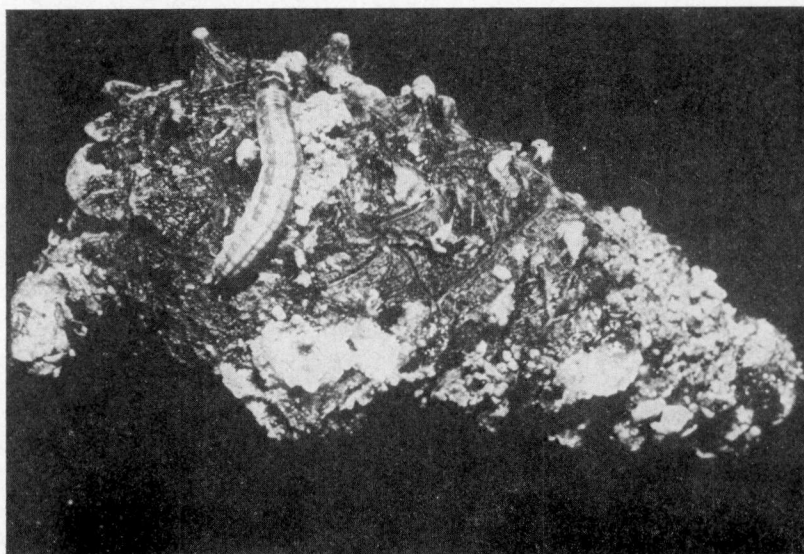
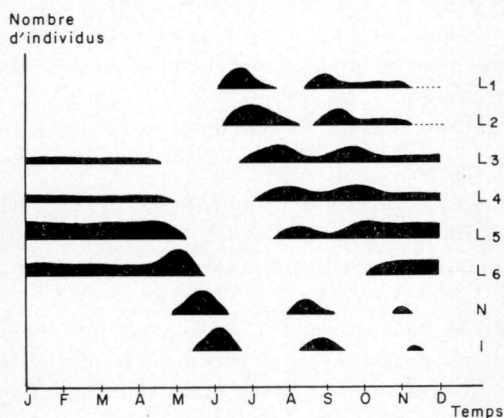


FIG. 2. — Détermination du nombre de stades larvaires de *D. mutatella* par la mesure de la largeur des capsules céphaliques ($n = 458$). Toutes générations confondues.

Le 3^e stade larvaire peut conserver les mêmes caractères de coloration ou bien se présenter de la manière suivante : capsule céphalique et bouclier prothoracique noirs avec des taches orangées, une ligne dorso-médiane brun-rouge (plus ou moins foncée suivant les individus) flanquée de chaque côté d'une bande longitudinale claire assez étroite. Les parties latérales du corps, brun-rouge foncé elles aussi, se détachent ainsi comme une bande longitudinale supplémentaire. La chétotaxie reste la même. Les caractères des 4^e et 5^e stades larvaires sont ceux du 3^e stade larvaire (fig. 3).

2.3 Cycle évolutif observé

La figure 4 représente le cycle observé au cours de l'année 1973 en forêt de Fontainebleau. Les premiers papillons émergent au milieu du mois de mai, et des émergences ont lieu jusque fin juin. Les œufs sont pondus isolément sur les aiguilles du pin.

FIG. 3. — Larve du 3^e stade.FIG. 4. — Cycle évolutif de *D. mutatella* observé au cours de l'année 1973 dans les cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau.

Les premières jeunes chenilles éclosent début juin et se déplacent pour parvenir aux organes dont elles se nourriront : bourgeons, pousses, et le plus souvent cônes de 2^e année ; la pénétration dans les cônes s'effectue le plus souvent au 1^{er} stade, quelquefois au 2^e. Le reste du développement larvaire s'effectue généralement dans le même cône ou la même pousse, mais certaines chenilles peuvent migrer d'un cône à l'autre.

Aucune chenille de première génération ne présente de 6^e stade, le maximum observé étant de 5. Dans la nature, la durée moyenne de ces stades pour les individus ayant un développement normal est de :

1^{er} stade : 5 à 7 jours.

2^e stade : 5 à 7 jours.

3^e stade : 8 à 10 jours.

4^e stade : 8 à 10 jours.

5^e stade : 12 à 15 jours.

Cependant si les conditions d'alimentation sont défavorables, certains individus peuvent rester bloqués au 3^e, 4^e ou 5^e stade jusqu'à l'année suivante ; ce fait a été observé aussi en élevage.

A maturité, les chenilles quittent l'organe attaqué et se chrysalident dans le sol ; pour les cônes, la sortie des chenilles a été observée fin juillet et la sortie des premiers papillons de 1^{re} génération le 8 août, la nymphose ayant duré 2 semaines.

Après mise en éclosoir sous abri à la Minière, les prélèvements tardifs (juin) des pousses attaquées afin d'étudier les parasites de chenilles âgées et de chrysalides de *Rhyacionia buoliana*, fournissent des résultats concordants : par lots de 100 pousses attaquées prélevées entre le 5 et le 15 juin, on obtient d'abord divers parasites et les adultes de *R. buoliana*, puis un petit nombre (compris entre 0 et 8) de papillons de *D. mutarella* entre le 4 et le 25 août de la même année.

Les papillons de cette 1^{re} génération, issus entre le début-août et mi-septembre, pondent et le développement de la 2^e génération commence à la même vitesse que celui de la première génération : des chenilles de 1^{er} et de 2^e stade peuvent être observées jusque fin septembre dans les cônes, par contre nous n'en avons pas obtenu dans les prélèvements de bourgeons ; ces deux premiers stades durent environ une semaine chacun ; à partir du 3^e stade qui atteint son maximum de fréquence le 15 septembre, la vitesse du développement diminue et les chenilles passent en général l'hiver au stade atteint le 15 octobre.

Plusieurs particularités peuvent se manifester selon les caractères du climat de l'année :

— possibilité d'une émergence extrêmement réduite (2 p. 100) de papillons début novembre, si la température est très douce, les chenilles de 5^e stade qui proviennent des premiers œufs pondus mi-août ayant pu se chrysalider ; ce cas s'est présenté en 1973, mais pas en 1971, 1972 ni 1974 ;

— possibilité d'un 6^e stade larvaire dans le cas où les chenilles de 5^e stade disposent d'assez de nourriture mais où la température est inférieure à celle exigée pour la nymphose (mais non pour la mue) ; les seuils thermiques qui conditionnent les 2 phénomènes semblent, en effet, différents mais n'ont pas encore été définis ;

— possibilité d'extinction à peu près complète de la 2^e génération, lorsque la baisse de température est très précoce ; les chenilles de 2^e génération subsistent pendant l'hiver au 1^{er} et au 2^e stade, mais meurent avant le printemps dans leur quasi-totalité.

Il est donc possible d'observer pendant l'hiver, selon le climat de l'été et de l'automne précédent, des chenilles des différents stades.

A la différence d'autres espèces qui hivernent dans le cône comme *Dioryctria amatella* (Coulson et Franklin, 1970), *D. mutarella* hiverne dans la litière, dans un cocon lâche, semi-circulaire, constitué de soie et de débris végétaux et minéraux.

La reprise d'activité des chenilles coïncide avec la croissance des cônelets observée début avril. Les cônelets attaqués restent bruns et ne grandissent pas. Nous n'avons jamais obtenu de chenilles dans les bourgeons prélevés en avril ou mai, qui ne recèlent

alors que des chenilles de *Rhyacionia* spp., *Blastesthia* spp. (Tortricidae) et d'*Exoteleia dodecella* (Gelechiidae).

Les chenilles ne s'alimentent que très peu avant la nymphose, qui s'effectue vers la fin avril dans le sol. Le cocon, ovoïde et dur, diffère de celui observé en hiver. La nymphose dure 4 à 6 semaines.

Dioryctria mutarella Fuchs présente donc à Fontainebleau 2 générations par an, la seconde pouvant être partielle, mais pouvant par contre donner un 3^e vol annuel de papillons, en nombre très limité, à la fin de l'automne si les conditions climatiques ont été particulièrement favorables.

Escherich (1931) signale de même la possibilité pour *D. abietella* Schiff., dans des conditions climatiques et alimentaires favorables de présenter une 2^e génération plus ou moins complète. C'est ce qui explique dit-il « la possibilité de trouver des chenilles âgées en juillet et des chenilles jeunes en hiver ».

Zocchi (1963) pour sa part, présente *D. pineae* et *D. schützeella* comme monovolines, *D. mendacella* comme bivoltine, *D. abietella* comme monovoltine avec une 2^e génération partielle et *D. splendidella* comme présentant 2 cycles différents (mono ou bivoltine) suivant la température.

III. Relations entre *Dioryctria mutarella* et les espèces dominantes d'insectes consommateurs de cônes

Nous avons observé 2 situations différentes selon que l'espèce dominante dans les cônes est *Gravarmata margarotana* (H. S.) (Lepidoptera, Tortricidae) ou *Pissodes validirostris* Gyll. (Coleoptera, Curculionidae).

3.1 Parcelle où *Gravarmata margarotana* domine (La Solle) (Fig. 5)

Dans une 1^{re} phase, nous observons une coïncidence très nette entre la pénétration des chenilles de *Dioryctria* dans les cônes préalablement attaqués par *Gravarmata margarotana* et la sortie des chenilles de cette espèce, qui descendent se nymphoser dans la litière et dans le sol fin juin-début juillet (Roques, 1975). Nous n'avons jamais observé de rencontre entre les deux espèces : toutes les chenilles de *G. margarotana* observées dans des cônes attaqués par *D. mutarella* étaient soit parasitées, ce qui entraîne un retard de développement, soit mortes ; il est peu vraisemblable qu'elles aient pu être tuées par *Dioryctria* étant donnée la différence de taille entre une chenille de dernier stade de *Gravarmata* et une chenille de premier stade de *Dioryctria*.

A cette époque, *D. mutarella* ne pénètre que dans les cônes déjà endommagés par *G. margarotana* (aucun cône attaqué par *Dioryctria* seule n'est observé) mais le nombre de cônes attaqués par *D. mutarella* n'atteint jamais plus de 50 p. 100 du total des cônes attaqués par *Gravarmata*. En effet, la plupart de ceux-ci, surtout lorsqu'ils hébergeaient plusieurs chenilles de *Gravarmata*, sont prématurément brunis et complètement desséchés donc inaptes à nourrir *D. mutarella*. Toutes les observations ont montré, à quelques exceptions près (6 chenilles ont été trouvées en juillet dans les cônes « secs ») que les chenilles de *Dioryctria* se trouvent préférentiellement dans les cônes encore à demi-verts, et dans les zones bordant l'épanchement de résine consécutif à la blessure due à *Gravarmata* (la pénétration se fait d'ailleurs par la fente caractéristique de l'attaque de *Gravarmata*). Dans cette zone, les chenilles consomment les

graines restées intactes ainsi que la base des écailles, mais jamais le rachis. Les cônes attaqués sont caractérisés extérieurement par un chapelet de déjections, jaune-clair, différent de celui de *Gravitarmata*.

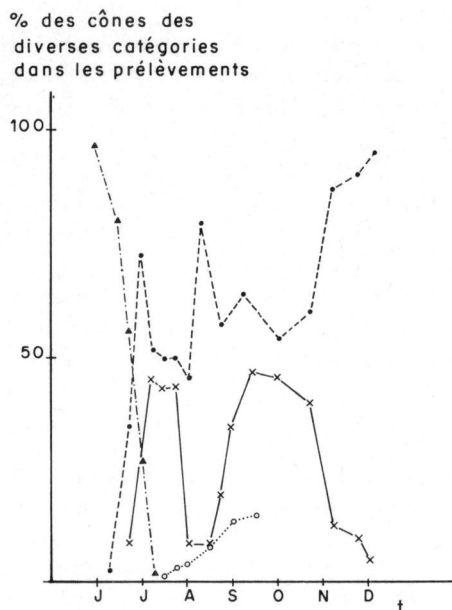


FIG. 5. — Relations chronologiques entre la sortie de *Gravitarmata* du cône et l'attaque de *Dioryctria* dans une parcelle où *Gravitarmata* domine (La Salle, 1973).

- ▲ Cône attaqué par *Gravitarmata* ; *Gravitarmata* présente, *Dioryctria* absente.
- Cône attaqué par *Gravitarmata* ; *Gravitarmata* et *Dioryctria* absentes.
- × Cône attaqué par *Gravitarmata* ; *Gravitarmata* absente ; *Dioryctria* présente.
- Cône attaqué par *Dioryctria* seule, *Dioryctria* présente.

Une 2^e phase commence à la mi-juillet avec la sortie des chenilles de 5^e stade de *D. mutarella*. Le taux d'occupation des cônes passe de 74 à 45 p. 100.

Une 3^e phase est marquée par l'arrivée des chenilles de 2^e génération à partir de la mi-août, et peut être caractérisée par 2 processus simultanés : d'une part l'occupation de ceux des cônes attaqués par *Gravitarmata* qui sont restés à demi-verts, d'autre part la pénétration de cônes encore intacts. En effet, la lignification des cônes augmentant au cours du temps, les cônes attaqués par *Gravitarmata* et susceptibles de l'être par *D. mutarella*, se trouvent en nombre de plus en plus restreint ; il en résulte la colonisation de cônes sains (qui représentent jusqu'à 14 p. 100 des cônes occupés par cette nouvelle génération), et cette tendance se poursuivra lors des migrations des chenilles d'un cône à l'autre lorsque la nourriture est insuffisante.

La 4^e phase correspond à la sortie des chenilles de 2^e génération (et de celles qui restent de 1^{re} génération) pour aller hiverner dans la litière. Finalement, fin décembre seulement 5 p. 100 des cônes attaqués par *Dioryctria* et *Gravitarmata* sont encore occupés.

3.2 Parcelle où *Pissodes validirostris* domine (Polygone) (fig. 6)

La différence principale réside dans le fait que *Pissodes* et *Dioryctria* sont présents simultanément dans le même cône, sans dommage apparent ni pour l'un ni pour l'autre. Comme dans le 1^{er} cas, au départ (fin juin), les chenilles de *Dioryctria* ne s'observent que dans les cônes attaqués préalablement par *Pissodes*, au voisinage des parties violettes caractéristiques de cette attaque. La pénétration s'est effectuée par forage d'une ouverture circulaire, généralement à la face interne du cône, au-dessus de l'écusson des écailles.

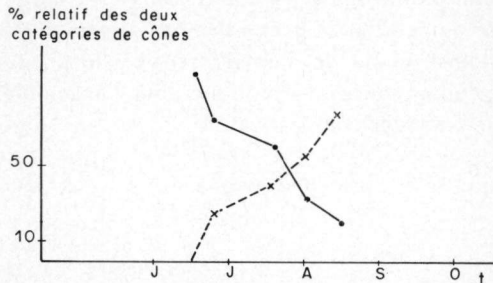


FIG. 6. — Parcelle où *Pissodes* domine (Polygone, 1974). Etude du passage de *Dioryctria* à l'état de ravageur primaire.

- Cône attaqué par *Pissodes* puis par *Dioryctria*.
- × Cône attaqué par *Dioryctria* seule.

Mais contrairement à *G. margarotana*, les *Pissodes* détruisent presque complètement le cône. A partir de début juillet (début du 4^e stade larvaire de *Pissodes validirostris*) les parties consommables par *Dioryctria* deviennent très réduites, et les chenilles, dès la 1^{re} génération, vont coloniser progressivement les cônes sains ; le processus s'accroît pendant la 2^e génération ; 80 p. 100 des cônes attaqués le 5 septembre correspondent à une attaque primaire de *Dioryctria*.

3.3 Statut de *Dioryctria mutata*

Ces observations constituent un nouvel exemple de la difficulté qui réside dans le classement des espèces nuisibles entre ravageurs primaires, s'attaquant à des organismes sains, et ravageurs secondaires s'attaquant à des organismes affaiblis (Bovey, 1971). *Dioryctria mutata* se comporte comme un ravageur secondaire en 1^{re} génération ; la 2^e génération tend à se comporter en ravageur primaire, dans des proportions plus ou moins fortes selon l'importance relative des autres espèces de ravageurs primaires dans les cônes. Comme chez les xylophages, l'étude théorique de ces successions d'espèces revêt donc un grand intérêt appliqué dans la mesure où selon les cas, à niveau de population égal, l'espèce peut être considérée comme une espèce accompagnatrice, remplissant pratiquement un office de décomposeur, ou au contraire comme une espèce nuisible contre laquelle il peut convenir de rechercher des moyens de lutte. Cette ambiguïté est d'ailleurs fréquente dans le genre *Dioryctria* ; *D. abietella* est à la fois primaire et secondaire dans les pousses et dans les cônes (Craighead, 1950) ; Merkel (1958) indique que les attaques de *Dioryctria amatella* (Hulst) et *D. abietella* (Schiff.) en Floride sur *Pinus palustris* (Mill.) sont faibles en l'absence d'attaque des pins par la rouille *Cron artium strobilinum* (Arb.).

3.4 Impact de *Dioryctria mutata*

En raison des considérations précédentes, l'impact des chenilles de *Dioryctria* sur la production de graines n'est pas simple à évaluer. Dans le cône, la chenille consomme à la fois les tissus du cône et les graines. Lorsqu'elle s'installe après un dégât de *Gravitarmata* ou de *Pissodes*, la destruction du cône et des graines est presque totale ; même si toutes les graines n'ont pas été consommées, le cône ne peut pas s'ouvrir pour les libérer car les écailles sont collées par la résine. Par contre, lorsqu'une chenille de *Dioryctria* a consommé seule les cônes, ceux-ci à maturité peuvent s'ouvrir partiellement et libérer entre 12 et 24 graines saines au lieu de 45 en moyenne.

D. mutata peut ainsi limiter de manière sensible la production de graines. Le tableau 2 présente les conséquences de l'attaque pour l'ensemble de la parcelle de la plaine de la Solle pour 2 années consécutives :

TABLEAU 2

| | p. 100 de
cônes attaqués | | p. 100 de
graines perdues | |
|--|-----------------------------|------|------------------------------|------|
| | 1972 | 1973 | 1972 | 1973 |
| Cônes attaqués par <i>Gravitarmata</i> puis
<i>Dioryctria</i> | 5,3 | 25,9 | 5,3 | 25,9 |
| Cônes attaqués par <i>Dioryctria</i> seule... | 1,0 | 2,7 | 0,5 | 1,3 |

Faible sur la parcelle de la Solle, le pourcentage des cônes détruits peut être plus important : dans l'ensemble des parcelles observées, il variait entre 1 et 10 p. 100 en 1972 et 1973 ; les dégâts les plus importants ont été observés en 1973 dans la parcelle Henri IV, où le ravageur dominant est *Pissodes validirostris*, et où *Dioryctria* seule représentait 30 p. 100 des ravageurs ; elle y était responsable de la destruction de 10 p. 100 de la production de cônes, soit d'environ 5 p. 100 de la production de graines.

IV. Observations sur le complexe parasitaire de *Dioryctria mutata*

4.1 Composition du complexe

Des chenilles de 1^{re} génération de l'été 1974, prélevées dans la nature et ayant achevé leur développement sur milieu semi-synthétique, présentaient un taux de parasitisme de 70 p. 100.

Ce complexe parasitaire efficace ne comporte que 4 espèces :

- 3 parasites primaires : *Ascogaster armatus* Wesm. (Hyménoptère *Braconidae*).
Actia nudibasis Stein (Diptère *Tachinidae*).
Rhopalicus guttatus Ratz. (Hyménoptère Chalcidien *Pteromalidae*).
 1 hyperparasite *Perilampus tristis* Mayr. (Hyménoptère Chalcidien *Perilampidae*).

Le tableau 3 présente les pourcentages relatifs des adultes des différentes espèces de parasites obtenus de la 2^e génération de 1973, de *Dioryctria*.

TABLEAU 3

| | |
|----------------------------------|-------------|
| <i>Ascogaster armatus</i> | 44 p. 100 |
| <i>Actia nudibasis</i> | 17 p. 100 * |
| <i>Rhopalicus guttatus</i> | 27 p. 100 |
| <i>Perilampus tristis</i> | 12 p. 100 * |

* Le taux de chenilles parasitées par *Actia nudibasis* était de 29 p. 100 mais la destruction de 41 p. 100 des pupes d'*Actia* par *Perilampus* conduit aux pourcentages ci-dessus.

4.2 *Ascogaster armatus* Wesm.

Les *Ascogaster* sont des parasites ovariaires solitaires des chenilles de Lépidoptères. Les seuls hôtes connus d'*A. armatus* sont les Coléoptères *Mordellistena inaequalis* et *M. parvula* Gyll., et les Hyménoptères Symphytes *Nematus vallisneri* et *Fenusa* sp. (Elliott et Morley, 1911 et Rudow, 1917 in Shenefelt, 1973).

En élevage, les chenilles de *D. mutarella* parasitées ont la même vitesse de développement que les autres. De même que chez *Pissodes validirostris* parasité par *Calyptus atricornis* Ratz (Roques, sous presse), la capsule céphalique des chenilles parasitées a des dimensions plus faibles ; au 5^e stade, sa largeur moyenne est de 1,04 millimètre, au lieu de 1,35 millimètre chez les chenilles saines.

A la fin du 5^e stade, lorsque la chenille va se chrysalider dans son cocon, la larve du parasite émerge et continue son développement en ectoparasite sur la chenille morte. Un ou deux jours plus tard, elle se nymphose dans un cocon translucide tissé à l'intérieur du cocon tissé par la chenille.

Cette fin de développement des larves s'échelonne entre fin juillet et fin août. Les premiers imagos émergent à la mi-août, et les émergences se poursuivent jusque fin septembre avec un maximum durant la dernière semaine d'août. Les papillons de *Dioryctria* émergent à la même époque, et les adultes d'*A. armatus* ont la possibilité de pondre dans les œufs de 2^e génération de *Dioryctria*.

En élevant à 20 °C, des chenilles de 2^e génération prélevées le 10 octobre 1973, nous avons effectivement obtenu des adultes d'*Ascogaster* le 15 janvier. En revanche, nous n'avons pas pu obtenir la date de sortie exacte des adultes au printemps dans la nature, du fait de la mortalité très élevée des chenilles laissées en élevage sous abri pendant l'hiver.

Il est vraisemblable que l'émergence coïncide à nouveau avec celle de *Dioryctria* ; une sortie plus précoce impliquerait la nécessité de pondre sur un hôte intermédiaire ; nous n'en connaissons pas ; nous n'avons pas obtenu *Ascogaster armatus* dans les élevages des différents autres Microlépidoptères des bourgeons et des pousses ni des autres insectes des cônes.

A. armatus se développerait donc en 2 générations apparemment étroitement synchrones de celles de *Dioryctria mutarella* ; le taux élevé de parasitisme constitue un argument à l'appui de cette hypothèse ; chez *Rhyacionia buoliana*, c'est également un Braconide parasite ovariaire, *Orgilus obscurator* Nees qui possède le taux d'infestation le plus élevé.

4.3 *Actia nudibasis* Stein

Nous avons déjà signalé le rôle important d'*Actia nudibasis* comme parasite de *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) et de *Petrova resinella* (L.) à Fontainebleau (Charles, Delobel et Raimbault, 1970). La mise en évidence du taux important de parasitisme des chenilles de 1^{re} et de 2^e génération de *D. mutarella* par cette espèce apporte des éclaircissements sur son cycle évolutif qui n'était pas encore bien précisé (Schröder, 1966). Il apparaît qu'*Actia* peut développer 4 ou 5 générations par an, en ayant *R. buoliana* et *D. mutarella* comme hôtes alternatifs obligatoires et *P. resinella* comme hôte alternatif facultatif (Charles et Roques, en préparation).

4.4 *Rhopalicus guttatus* Ratz.

Nous n'avons observé ni la larve ni la nymphe de cette espèce, bien qu'elle ait représenté 27 p. 100 des parasites de la 2^e génération 1973 de *D. mutarella*.

Rh. guttatus est connu comme parasite de *Pissodes validirostris* et d'autres *Pissodes* (Hedqvist, 1963) ; mais à Fontainebleau, 3 émergences seulement ont eu lieu à partir de cônes attaqués par *Pissodes validirostris* et toutes les autres à partir de cônes attaqués par *Dioryctria mutarella*, sans attaque préalable par *Pissodes*. Il faut donc admettre que l'espèce est aussi parasite de *D. mutarella*.

Les adultes ont été obtenus à partir de cônes attaqués en éclosoir sous abri, et leur période de vol dure de mi-mai à fin-juin.

4.5 *Perilampus tristis* Mayr

Cet hyperparasite de *Rhyacionia buoliana* dont le développement larvaire a été très bien étudié en Allemagne, se développe aux dépens des divers endoparasites

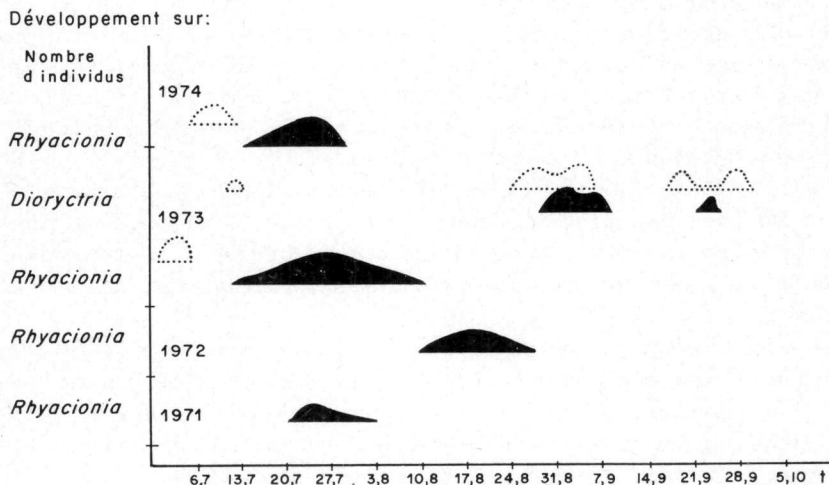


FIG. 7. — Périodes d'émergence respectives des *Perilampus* issus de *Dioryctria* et *Rhyacionia* à Fontainebleau. Coïncidence avec l'émergence des *Actia* issus des mêmes hôtes.

■ *P. tristis*.

□ Emergence des *Actia*.

primaires, comme *Orgilus obscurator* Nees (Braconidae), *Campoplex ramidulus* (Ichneumonidae) et *Actia nudibasis* Stein (Tachinidae) (Bergold et Ripper, 1937 ; Bogenschütz, 1969). Nous avons signalé son abondance dans le complexe parasitaire de *Rhyacionia buoliana* à Fontainebleau (Charles, Delobel et Raimbault, 1970).

Les adultes de *P. tristis* émergent des parasites de *R. buoliana* au cours du mois de juillet. Les larves planidium attendent leur hôte sur les bourgeons et les pousses et pénètrent de la sorte dans les chenilles de 2^e stade de *R. buoliana* avant leur installation dans les bourgeons, leur survie dans l'attente d'un hôte peut atteindre 3 semaines ; il n'est donc pas surprenant qu'elles puissent aussi s'attaquer aux jeunes chenilles de *Dioryctria mutarella* au cours du mois d'août.

Le développement s'effectue dans ce cas aux dépens des larves d'*Actia nudibasis*, dont elles émergent pour se nymphoser lorsque ces dernières viennent elles-mêmes se nymphoser ; on retrouve la nymphe de *Perilampus* à l'intérieur de la pupa d'*Actia*, située elle-même parmi les dépouilles de la chenille de *Dioryctria* à l'intérieur de son cocon. Les adultes de *Perilampus* volent pendant la 1^{re} quinzaine de septembre, et la nouvelle génération de planidium qui en provient peut à nouveau pénétrer dans les chenilles de *Dioryctria mutarella* mais très peu vraisemblablement dans les premières chenilles de 1^{er} stade de *R. buoliana*.

D'après les observations de Fontainebleau, le cycle de *Perilampus tristis* est donc plus complexe que ce que l'on croyait jusqu'à maintenant, avec possibilité d'une génération annuelle sur *R. buoliana*, ou de plusieurs générations sur *D. mutarella* (fig. 7).

Le taux élevé d'hyperparasitisme dans certaines régions est peut-être lié à la possibilité de développer des générations multiples sur *D. mutarella*, alors que les possibilités de multiplication resteraient plus limitées dans les milieux où *R. buoliana* évolue seule.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Remerciements

Nous remercions particulièrement de sa compréhension M. X. de Buyer, Chef du Centre de Gestion de l'O.N.F. à Fontainebleau ainsi que M. Charly, Agent Technique de l'Office, de sa participation aux prélèvements, MM. d'Aguilar, Desmiers de Chenon, Silvestre de Sacy (I.N.R.A. Station Centrale de Zoologie) et A. Delobel (O.R.S.T.O.M.) de leur aide aux déterminations systématiques et MM. Biliotti et Schvester des conseils précieux qu'ils nous ont donnés pour mener à bien la rédaction de ce texte.

Summary

*Notes on the biology of Dioryctria mutarella Fuchs (Lepidoptera Phycitidae)
an enemy of shoots and cones of scotch pine in Fontainebleau forest*

Dioryctria mutarella is a rather scarce pest of pine shoots and is more frequent in cones of scotch pine in the Fontainebleau forest, where its damages are secondary to those of *Gravimarmata margarotana* and of *Pissodes validirostris*, but may become primary ; it destroyed 1 to 10 p. 100 of the cones during 1974 in the investigated plots.

The life cycle has usually 5 larval stages, and sometimes 1 or 2 more stages ; according to the climatic factors of the year, the species may hibernate at any larval stage ; it usually has 2 annual generations.

The parasite complex of *D. mutarella* induces up to 70 p. 100 mortality of the caterpillars and includes *Ascogaster armatus* (Braconidae), *Rhopalicus guttatus* (Pteromalidae), *Actia nudibasis* (Tachinidae), and the hyperparasite *Perilampus tristis* (Perilampidae). The last 2 species belonging to the parasitic complex of the pine shoot moth *Rhyacionia buoliana* may evolve complex annual cycles by going alternately from one host to the other.

Références bibliographiques

- BERGOLD G., RIPPER W., 1937. *Perilampus tristis* Mayr als Hyperparasit des Kiefertriebwicklers (*Rhyacionia buoliana* Schiff.). *Z. Parasitenkd.*, **9**, 394-417.
- BOGENSCHUTZ H., 1969. Interspezifische Beziehungen im *Rhyacionia buoliana*. — Parasitenkomplex des Oberrheingebietes. *Z. Angew. Entomol.*, **63** (4), 454-461.
- BOVEY P., 1971. L'impact de l'insecte déprédateur sur la forêt. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors série : *La Lutte Biologique en Forêt*, 11-29.
- CANAKCIOGLU H., 1968. Insect damage on forest tree seeds in Turkey. *Proc. 13th Int. Congr. Entomol.*, Moscow, **3**, 19-20.
- CHARLES P. J., DELOBEL A., RAIMBAULT J. P., 1970. Microlépidoptères qui attaquent le pin sylvestre en forêt de Fontainebleau et premières données sur les complexes parasitaires de *Petrova resinella* (L.) et de *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Lépidoptères Tortricidae). *Bol. Serv. Plagas. For.*, **17** (26) 187-196.
- CHARLES P. J., ROQUES A. (en préparation). Observations sur le cycle évolutif d'*Actia nudibasis* Stein (Diptère Tachinidae), parasite de *Rhyacionia buoliana* (Schiff.), *Petrova resinella* (L.) (Lépidoptera, Tortricidae) et *Dioryctria mutata* Fuchs (Lépidoptère Phycitidae) en forêt de Fontainebleau.
- COULSON R. N., FRANKLIN R. T., 1970. The biology of *Dioryctria amatella* (Lepidoptera Phycitidae). *Can. Entomol.*, **102**, 679-684.
- CRAIGHEAD F. C., 1950. Insect enemies of eastern forests. *U.S.D.A. Misc. Publ.*, n° 657, 679 p.
- ESCHERICH K., 1931. Die Forstinsekten Mitteleuropas, Band 3. *Paul Parey*, Berlin, 825 p.
- FARRIER M. H., TAUBER O. E., 1953. *Dioryctria disclusa* Heinrich, n. sp. (Phycitidae) and its parasites in Iowa. *Iowa State Coll. J. Sci.*, **27**, 495-507.
- HEDQVIST K. J., 1963. Die Feinde der Borkenkäfer in Schweden : I. — Erzwespen (Chalcidoidea). *Stud. For. Suec.*, **11**, 1-176.
- HERARD F., 1972. Etude de la biocénose des cônes du pin sylvestre en forêt de Fontainebleau. *Rapport stage DEA Biologie animale option entomologie, Université Paris VI*, 64-105.
- KEEN F. P., 1958. Cone and seed insects of western forest trees. *U.S.D.A. Tech. Bull.*, n° 1169, 168 p.
- KUCERA D. R., 1972. Cone and seed losses in loblolly pine. *Thesis, Université Michigan*, 81 p.
- LABERCHE J. C., 1971. Description et déterminisme de l'implantation naturelle du pin sylvestre sur une pelouse sèche en forêt de Fontainebleau. *Thèse 3^e cycle, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay*, 86 p.
- LHOMME L., 1935. Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique, vol. 2, fasc. 1. *Léon Lhomme le Carriol par Douelle (Lot)*, 172 p.
- LYONS L. A., 1957. Insects affecting seed production in red pine. II. — *Dioryctria disclusa* Heinrich, *D. abietella* (D. and S.) and *D. cambicola* (Dyar) (Lepidoptera, Phycitidae). *Can. Entomol.*, **89**, 70-79.
- MACLEOD J. M., DAVIAULT L. 1963. Notes on the life history and habits of the spruce cone worm, *Dioryctria reniculella* (GRT.) (Lepidoptera, Pyralidae). *Can. Entomol.*, **95** (3), 309-316.
- MATTSON W. J., 1972. The role of insects in the dynamics of cone production of red pine, *Pinus resinosa*. *Thesis, Université Minnesota*, 158 p.
- MERKEL E. P., 1958. *Dioryctria* cone moth attack as related to cone rust of slash pine in North Florida. *J. For.*, **56**, 651.
- NEEL W. W., SARTOR C. F., 1969. Notes on insects infesting pine cones in Mississippi. *Entomol. News*, **80**, 159-167.
- NEUNZIG H. H., CASHATT E. D., MATUZA G. A., 1964. Observations on the biology of four species of *Dioryctria* in North Carolina (Lepidoptera, Phycitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **57**, 317-321.
- POITOUT S., BUES R., 1970. Elevage de plusieurs espèces de Lépidoptères Noctuidae sur milieu riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **2** (1), 79-91.
- ROQUES A., 1973. Recherches écologiques sur l'entomofaune des cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau. *D.E.A. Biologie animale, Option Entomologie, Université Paris VI*, 30 p.
- ROQUES A., 1975. Etude de la mérocénose des cônes du pin sylvestre en forêt de Fontainebleau. *Thèse 3^e cycle, Université Paris VI*, 164 p.
- ROQUES A., 1976. Observations sur la biologie et l'écologie de *Pissodes validirostris* Gyll. (Coléoptère Curculionidae) en forêt de Fontainebleau. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **8**, 523-542.

- SARTOR C. F., Jr., 1971. Studies of pine cone insects in Mississippi with special emphasis on the impact of *Dioryctria amatella* (Hulst) (Lepidoptera, Phycitidae) on seed yields. Thesis, Mississippi State Univ., 69 p.
- SCHRODER D., 1966. Zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der *Evetria* Arten (Lepidoptera Tortricidae). Z. Angew. Entomol., **57** (4), 333-429 et **58** (3), 279-308.
- SHENEFELT R. D., 1973. Hymenopterorum Catalogus, Pars 10, Braconidae 6, Cheloninae. Junk. B. V., Amsterdam.
- De VIEDMA M. G., 1961. Nota sobre la bionomia de *Dioryctria mendacella* Stgr. Bol. Serv. Plagas For., **4** (7), 39-45.
- ZOCCHI R., 1963. Contributi alla conoscenza degli insetti delle piante forestali. V. il gen. *Dioryctria* Zell. (Lepidoptera Pyralidae) in Italia. Redia, **46**, 9-143.
-

Effect of constant temperatures on the eggs of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Diptera, Tephritidae)

J. A. TSITSIPIS

Dept. of Biology, « Democritos » Nuclear Research
Center, Aghia Paraskevi Attikis, Athens, Greece

Summary

Egg development in *Dacus oleae* (Gmel.) was studied at the constant temperatures : 7.5, 10, 12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 32.5 and 35 °C. At the two extreme temperatures no eggs hatched. At the rest, the duration of development with temperature formed a J-shaped curve, and it ranged from 479 hours 40 minutes (10°) to 60 hours (27.5°, 30°) to 69 hours 10 minutes (32.5°). The rate of development with temperature was better represented by a sigmoid logistic curve than a linear « thermal summation », although the latter expressed better the lower temperature threshold. Egg hatchability was affected only at 10 and 32.5° and less at 30°. Optimum temperature was, hence, 27.5°.

Eggs developed at 25° for up to 33 hours and transferred to 35° did not hatch. Later transfers (up to 45 hours) produced few survivals, and even later (48 hours) did not affect egg hatch. Egg exposure for up to the first 12 hours at 35° and then exposed to 25° did not affect hatch. Longer exposure (up to 24 hours) reduced hatchability, and later transfer inhibited it.

The effect of temperature on insect embryonic development has been the object of extensive study (Howe, 1967). Such studies are essential particularly in insects of economical importance where laboratory rearing and/or field studies are required. On the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin), an important pest of olives in the Mediterranean area, scattered information has appeared on the temperature effect on the eggs. Most of the work deals on the temperature thresholds of egg development (Moore, 1960 ; Mourikis and Fytizas, 1970 ; Manicas, 1974). Tsiropoulos (1972) examined the effect of constant temperatures in the range 8-35 °C, but, because of his methodology, his data are more of a practical value.

The present study aimed at examining the effect of constant temperatures throughout the range allowing development, as well as to determine the effect of an adverse temperature (35 °C) exceeding the higher developmental threshold (32.5 °C) for complete development. Although fluctuating temperatures simulating conditions of certain physical environments would unquestionably provide more useful information in regard to the ecology and biology of the fly in the field, nevertheless knowledge of the effect of constant temperature conditions are very useful in relation to the laboratory rearing, and especially mass rearing of the species. Hence, information on shortening of the life cycle, egg storage (Tsiropoulos, 1972), synchronization of life cycles, rearing at optimum conditions would be of great value.

Materials and methods

The eggs used were from a stock culture of *D. oleae* from the Attica region kept in the lab (strain P) for over 100 generations. The insects were kept in small cages $30 \times 30 \times 30$ centimetres (Hagen *et al.*, 1963), and reared on artificial diets according to methods described elsewhere (Tsitsipis, 1975). The culture was kept at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 65 ± 5 p. 100 R.H., and 14 hours light daily provided by fluorescent and natural lighting.

The females were offered paraffin domes (Hagen *et al.* 1963 ; Economopoulos and Tzanakakis, 1967) to oviposit for one hour. The eggs were collected with a moist fine camelhair brush, and placed in Petri dishes on black filter paper soaked in 0.3 p. 100 propionic acid for incubation. In each Petri dish 100 eggs, non-touching each other, were set in groups of five. There were five replicates in each test temperature (viz. 500 eggs). The egg-placement procedure, performed at 25°C , lasted 45 minutes. Immediately after, eggs were transferred to the test temperatures. The Petri dishes were kept in closed plastic boxes containing wet cotton wool to keep a high R. H. The plastic boxes and Petri dishes were providing a temperature buffering zone limiting small fluctuations. Twelve different constant temperatures were tested in the range 7.5 to 35°C in 2.5°C increments in Precision Scientific^R (Model 805) incubators. Temperature fluctuation was $\pm 0.5^\circ\text{C}$ at each temperature. Embryonic development occurred in the darkness. Hourly observations were taken from the onset of hatching. Only at 10°C they were taken every two hours due to a slower hatching rate. Observation duration at each temperature was 3-5 minutes each time, and during this period the eggs were exposed to light and a slight change in the temperature. Observations were made under a dissecting scope and an egg was recorded as hatched when the developed embryo had ruptured the chorion. Upon termination of hatching, unhatched eggs were examined and their morphological stage of development recorded (Smith and Fytizas, 1974). When the incubation medium in the Petri dishes had evaporated, it was replenished with distilled water.

To measure the egg age, since eggs were laid within a period of one hour, they were considered to have been deposited in the middle of this period. Hence, there was an uncertainty of half an hour at maximum before or after the mid-period.

Results and discussion

The developmental period for 50 p. 100 egg hatch at the various temperatures is represented by a J-shaped curve (fig. 1 A) indicating an inverse relationship between temperature and developmental time extended between 10 and 32.5°C . At 7.5 and 35° no eggs hatched. To find out whether these were adverse temperatures for complete development and not just outside the temperature thresholds for hatching, eggs were exposed to 7.5 and 35° for 30 and 3 days respectively, adequate periods for complete development, and then transferred to 25° . No hatched eggs were observed. This showed that development could not proceed to completion, and death ensued at these temperatures. Egg examination for cell differentiation revealed a cloudy or mottled appearance corresponding to cessation of development at maximum at the

stage of 24 hours old at 25 °C (Smith and Fytizas, 1974). The lower and upper thresholds for development lie, therefore, between 7.5-10.0° and 32.5-35.0° respectively.

Howe (1967) has discussed some of the mathematical expressions relating temperature with rate of development. Two frequently used functions were compared in the present work in the range 10-30 °C. The « thermal summation » expresses a

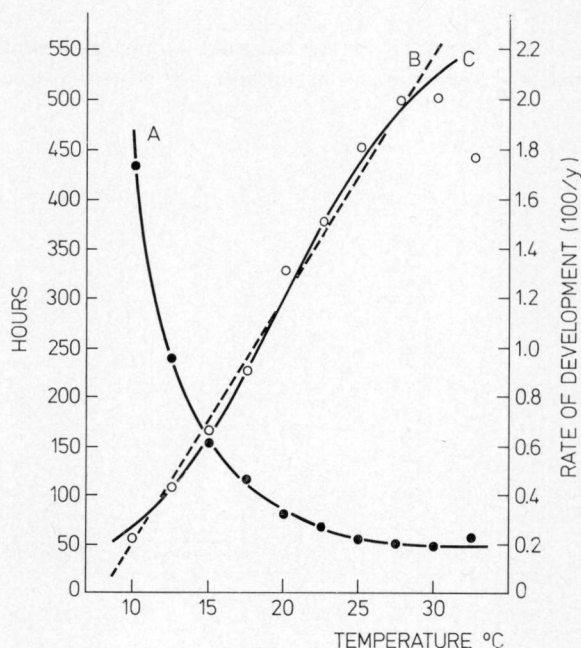


FIG. 1. — Relationship between duration of egg development of *D. oleae* and temperature (A). The rate of development with temperature is expressed by a linear « thermal summation » curve (B), or as a sigmoid logistic curve (C).

Relation entre la durée de développement de l'œuf de *D. oleae* et de la température (A). Le taux de développement en fonction de la température est représenté par une courbe linéaire de sommation thermique (B) ou par une courbe logistique sygmioïde (C).

linear relationship (B, fig. 1) between temperature (x) and rate of development (reciprocal of developmental time, y) and is given by the equation

$$y(x - 7.9) = 486.2 \text{ hour-degrees.} \quad (1)$$

« Developmental zero » is + 7.9 °C and the « thermal constant » 486.2 hour-degrees.

The logistic equation (Davidson, 1944) is expressed by the empirical equation (2), from which the sigmoid curve C (fig. 1) was drawn.

$$\frac{100}{y} = \frac{2.32}{1 + e^{4.24 - 0.22x}} \quad (2)$$

Where, 2.32 is the upper asymptote of curve C, 4.24 is the origin of the curve on the abscissa, and 0.22 is the slope of the curve denoting the degree of acceleration of development. The point of inflexion of the curve occurs at 19.3° (= 4.24/0.22).

The observed values at each temperature approach more those calculated by equation (2) than (1). The corresponding rootmean-square deviation between observed and calculated values by (1) and (2) are 0.0677 and 0.0276, indicating that the sigmoid logistic curve fits better the experimental data. It is of interest to note, however, that the lower threshold for development is expressed better by equation (1) (« developmental zero » = 7.9°) than the logistic curve (4.24°). The higher temperature threshold is not approached by any.

Figure 2 shows the variation in the hatchability (development) at the various temperatures. Shortest variation from the initiation of hatching occurs in the tempe-

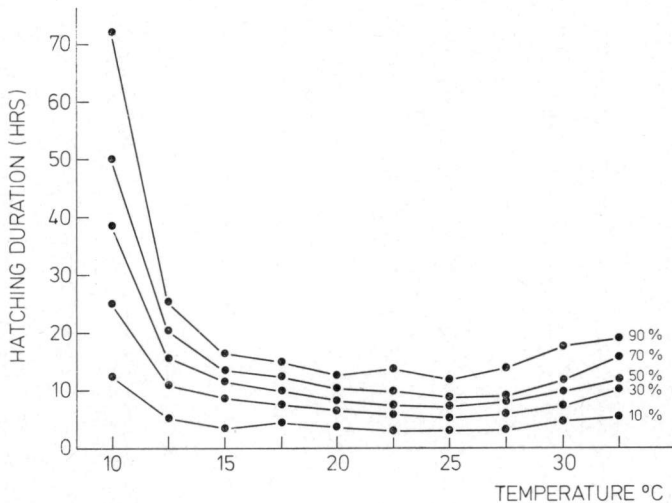


FIG. 2. — Hatching duration from the initiation of hatching for 10, 30, 50, 70 and 90 p. 100 hatch of *D. oleae* eggs at various temperatures.

Durée de l'éclosion depuis le début jusqu'à l'obtention de 10, 30, 50, 70 et 90 p. 100 d'éclosion des œufs de D. oleae à diverses températures.

perature range $17.5-27.5^{\circ}$. At higher and lower temperatures it increases. Longest development and variation occurs at 10° . The hatching rate seems to increase from 30-70 p. 100 and then it decreases again. Above 95 p. 100 it was very slow. Shortest development, however, did not follow the above pattern. The respective values (in hours and minutes) at $10, 12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30$, and 32.5° were 392 : 40, 219 : 40, 139 : 50, 103 : 00, 71 : 40, 59 : 20, 48 : 30, 42 : 40, 38 : 27 and 44 : 40. Hence, earliest development occurred at 30 and 27.5° . Although fastest development occurred at 30° , hatching rate was slower (21 : 15 hours for 95 p. 100 egg hatch). This resulted in equal developmental times, for 95 p. 100 egg hatch at 30 and 27.5° (60 hours), with was slightly shorter than at 25° (63 hours). Then followed 32.5° (69 : 10 hours), 22.5° (77 : 20 hours), 20° (86 : 40 hours), 17.5° (119 : 40 hours), 15° (158 : 40 hours), 12.5° (247 : 40), and 10° (479 : 40).

The percent egg hatch at the test temperatures were : 57.0 (10°), 82.5 (12.5°), 96.0 (15°), 92.7 (17.5°), 80.5 (20°), 72.0 (22.5°), 85.0 (25°), 82.0 (27.5°), 69.5 (30°), 32.0 (32.5°). It is clearly shown that there is no adverse temperature effect on egg

hatchability except at the upper-, and lowermost temperatures. Egg hatch was affected less at 30°. Optimum temperature is 27.5° when speed of development and hatchability are taken into account.

In another experiment the effect of 35°, a temperature at which eggs do not develop to completion, on eggs of various ages was tested by transferring batches (200 eggs in each) from 25 to 35° and vice versa after they were allowed to develop for different periods of time at either of these temperatures. The results show (table 1) that exposure

TABLE 1

*Percent hatchability of Dacus oleae eggs (200 per treatment)
transferred from 25 to 35 °C and vice versa at various ages*

Pourcentage d'éclosions des œufs de D. oleae transférés à des âges variés (exprimés en heures) de 25 à 35 °C et vice versa (chaque lot contient 200 œufs).

Eggs transferred

| At age (hrs) | From 25 to 35° | At age (hrs) | From 35 to 25° |
|--------------|----------------|--------------|----------------|
| 6 | 0 | 6 | 90.0 |
| 12 | 1.0 | 9 | 56.5 |
| 24 | 0 | 12 | 82.5 |
| 30 | 0 | 15 | 61.0 |
| 33 | 0 | 18 | 51.5 |
| 36 | 5.5 | 21 | 35.0 |
| 39 | 3.0 | 24 | 8.5 |
| 42 | 16.0 | 27 | 0.5 |
| 45 | 9.0 | 36 | 0 |
| 48 | 84.5 | 48 | 0.5 |
| Control | 87.5 | Control | 0 |

to 25° for the first 33 hours and then transfer to 35° inhibited hatching. At longer exposures (up to 45 hours), only a small percentage could survive. At 48 hours (just when hatching starts), however, hatchability was not affected indicating that the temperature threshold for hatch is not below or at that temperature. Conversely, development at 35° for up to 12 hours did not seem to affect hatch. Longer exposure than 24 hours resulted in gradual hatch decrease. Further exposure did not allow any hatch to occur. The value at 9 hours exposure appears particularly low and it should be attributed to chance, since a second test at longer exposure (12 hours) gave 72 p. 100 egg hatch. Unhatched eggs were examined under a dissecting scope to determine the stage of embryonic development (Smith and Fytizas, 1974). As « developed » were ranked eggs which had passed the 24 hours development at 25° mark, while the undifferentiated ones were marked as « early ». Eggs with « early » development were at maximum 10 p. 100 in all but the 6 hours (25 → 35°), 36 hours, 48 hours (35 → 25°) and control (35°) categories. At the 6 and control cases no « developed » eggs were seen. At 48 there were 1.5 p. 100, and at 36, 18 p. 100. The data indicate a possible development slow down or damage due to high temperature, which can be resumed or repaired at a favorable temperature provided exposure is not very long (cf. 6, 36, 48, control). Under long exposure development resumption is not possible.

Moore (1960) reported $+ 10.2^{\circ}$ as the lower threshold for development of *D. oleae* from egg to pupa. He did not give any value for eggs only. Mourikis and Fytizas (1970) got 100 p. 100 egg mortality at $5 \pm 1^{\circ}$. Manicas (1974) studied egg mortality at low ($1.5, 3, 7^{\circ}$) and high temperatures ($32, 35, 39^{\circ}$). One hundred percent egg mortality occurred at the two highest temperatures, 10 p. 100 survival at 7 and 32° , and 3-5 p. 100 at the lowest ones. In all cases, eggs were transferred to 24° after certain periods. It is not clear from his data whether he had any controls at the temperatures tested. Although he does not state the thresholds for complete egg development, they should not differ greatly from the ones presented here : Tsiropoulos (1972) studied the effect of constant temperatures on eggs of *D. oleae*. His lower temperature threshold (10°) is the same as ours, but his higher (30°) is lower, since he did not test any intermediate values between 30 and 35° . The hatching range at each of the test temperatures ($10, 15, 20, 25, 30^{\circ}$) was twice as long (except 10° that was similar) as in the present study, and developmental times were at least 20 p. 100 longer except at 10° at which it was 10 p. 100 shorter. Such differences could be due to the different methodology followed. The egg age groups were 0-6 hours old (cf. 0-1 hour), and observation frequency is not stated. Moreover all eggs were kept for 24 hours at 25° prior to their transfer to the test temperatures, otherwise they would not hatch. This resulted in different developmental rates for the early and later development at each temperature.

The present study provides useful information on many aspects of the rearing of the olive fruit fly in the lab such as : duration of the life cycle, synchronization of generations, better egg manipulation for better egg quality. A study of the effect of variable temperatures on the eggs would supplement the present study and would assist in better understanding the biology of the fly in the field.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Acknowledgments

The conscientious assistance of Mses A. Cyprianou and C. Merrou is gratefully acknowledged. My thanks are also due to Dr. Canard for the french summary and to Mes A. Kanoussi, T. Phillipoulou and Mr. A. Kontoghiannis for typing the manuscript, drawing the graphs and photographing them respectively.

Résumé

Effet des températures constantes sur les œufs de la Mouche de l'olive D. oleae

Le développement des œufs de *D. oleae* est étudié aux températures constantes suivantes : $7,5, 10, 12,5, 15, 17,5, 20, 22,5, 25, 27,5, 30, 32,5$ et 35°C . Aux deux conditions thermiques extrêmes, aucun œuf n'écloît. Dans les autres conditions, la relation entre la durée du développement et la température est représentée par une courbe en forme de J (fig. 1 A) ; cette durée varie de 479 heures 10 minutes (à 10°C) jusqu'à 60 heures (à $27,5$ et 30°C) et 69 heures 10 minutes (à $32,5^{\circ}\text{C}$). Le taux de développement en fonction de la température est mieux représenté par une courbe logistique sigmoïde (fig. 1 C) que par la courbe linéaire de sommation thermique (fig. 1 B), bien que cette dernière mette mieux en valeur le seuil thermique inférieur. La capacité des œufs à éclore n'est considérablement affectée qu'à 10 et $32,5^{\circ}\text{C}$ et elle l'est moins à 30°C . L'optimum thermique est de $27,5^{\circ}\text{C}$.

Les œufs qui se sont développés à 25°C pendant un temps égal ou supérieur à 33 heures et qui sont alors transférés à 35°C n'éclosent pas (tabl. 1). Si ce changement intervient plus tard mais après

un temps de développement n'excédant pas 45 heures, on obtient un nombre réduit de survivants. Enfin, si le transfert a lieu après 48 heures d'incubation, le taux d'éclosion n'est pas affecté. L'exposition des œufs à 35 °C pendant un temps allant jusqu'à 12 heures suivie d'un transfert à 25 °C, ne diminue en rien le taux d'éclosion. L'exposition aux mêmes conditions pendant une durée plus longue allant jusqu'à 24 heures réduit le nombre des éclosions tandis qu'un transfert plus tardif les inhibe complètement.

References

- DAVIDSON J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. anim. Ecol.*, **13**, 26-38.
- ECONOMOPOULOS A. P., TZANAKAKIS M. E., 1967. Egg yolk and olive juice as supplements to the yeast hydrolyzate-sucrose diet for adults of *Dacus oleae*. *Life Sci. Part I. Physiol. Pharmacol.*, **6**, 2409-2416.
- HAGEN K. S., SANTAS L., TSECOURAS A., 1963. A technique of culturing the olive fly *Dacus oleae* Gmel. on synthetic media under xenic conditions, p. 333-356. In *Radiation and Radioisotopes Applied to Insects of Agricultural Importance*, I.A.E.A., Proc. Symp. Athens, Apr. 22-26, 1963.
- HOWE R. W., 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **12**, 15-42.
- MANICAS G., 1974. A contribution to the biology and ecology of *Dacus oleae* Gmel. (Diptera, Tephritidae). Doctoral Thesis, College of Agriculture, Athens, Greece. 75 p. (in Greek with English summary).
- MOORE I., 1960. A contribution to the ecology of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmel.). *Israel Agr. Res. Sta. Spec. Bull.*, **26**, 40 p.
- MOURIKIS P. A., FYTIZAS E., 1970. Review of olive-fly ecology in relation to the sterile male technique. In *Sterile-Male Technique for Control of Fruit Flies*. I.A.E.A., Vienna STI/PUB/185, p. 93-100.
- SMITH R., FYTIZAS E., 1974. Induction of dominant lethal mutations in the sperm of the olive fruit fly. 12 p. Final technical report to I. A. E. A., Vienna.
- TSIROPOULOS G., 1972. Storage temperatures for eggs and pupae of the olive fruit fly. *J. econ. Entomol.*, **65**, 100-102.
- TSITSIPIS J. A., 1975. Mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin), at « Democritos ». In *Controlling Fruit Flies by the Sterile-Insect Technique*. I.A.E.A., Vienna, STI/PUB/392, p. 93-100.
-

Biological characteristics of *Dacus oleae* larvae (Diptera, Tephritidae) reared in a basal diet with variable levels of ingredients

A. G. MANOUKAS

Department of Biology, N.R.C. « Demokritos » Athens, Greece

Summary

The effect of brewer's yeast, soy hydrolysate, olive oil and sugar upon the biological characteristics of the olive fruit fly larvae *Dacus oleae*, has been studied and the larval requirement for each ingredient has been determined in a simplified diet. Two additional experiments substantiated the interaction between yeast and soy hydrolysate and between yeast and olive oil. With the exception of sugar, all other ingredients studied are essential for normal growth and development of the olive fruit fly larvae. The minimum level of soy hydrolysate depended upon the level of brewer's yeast and vice versa. The same is true for the relationship between brewer's yeast and olive oil.

It appears that a level of 7.5 grammes brewer's yeast, 2.0 grammes of soy hydrolysate and 4.0 millilitres of olive oil, per 55 millilitres water is required for best performance of *D. oleae* larvae.

Introduction

The first artificial larval diet under xenic conditions for rearing the olive fruit fly *Dacus oleae* (Gmelin) was developed by Hagen *et al.* (1963). Modifications of this diet have been reported by several investigators and a review was given by Tzanakakis (1971). Manoukas (1972) reported a peanut-free diet which constituted the basis for the formulation of several efficient and low cost larval media for mass production of *D. oleae* (Tsitsipis, 1974 ; Manoukas, 1975).

The ingredients which supply the nutrients in this diet are brewer's yeast, soy hydrolysate, oil and sucrose. Reported here are the results on the effect of graded levels of these ingredients upon the biological characteristics of *D. oleae* larvae. The required quantity for each ingredient is also determined.

Methods and materials

Table 1 presents the composition of the basal diet PF and the proximate analysis of its ingredients. Moisture, ash and lipids were determined according to the procedures described in the official methods of Agricultural Chemists (AOAC, 1955). Nitrogen content was determined by using a micro-Kjeldahl apparatus.

TABLE 1

Basal diet PF ⁽¹⁾

| Ingredient | Content |
|---|---------|
| Water | 55 ml |
| Brewer's yeast, Fix Co., Greece..... | 7.5 g |
| Olive oil, Minerva Co., Greece..... | 2.0 ml |
| Soy hydrolysate, Nutritional Bioch. Co., U. S. A..... | 3.0 g |
| Sucrose, Sugar Refinery Co., Greece..... | 2.0 g |
| Tween-80, Merck A. G., Germany..... | 0.75 g |
| K-sorbate, Merck A. G., Germany..... | 0.05 g |
| Nipagin, Merck A. G., Germany..... | 0.20 g |
| HCl, 2 N..... | 3.00 ml |
| Solka Floc Cellulose, BW-40 Brown Co., U. S. A..... | 27.5 g |

Proximate analysis

| Fraction ⁽¹⁾ , p. 100 | Brewer's yeast | Soy hydrolysate |
|----------------------------------|---------------------|---------------------|
| Moisture | 8.4 | 8.6 |
| Lipids | 1.7 | 2.0 |
| Protein (NX6.25)..... | 53.2 ⁽³⁾ | 59.8 ⁽⁴⁾ |
| Ash | 7.2 | 9.8 |

⁽¹⁾ Reported by Manoukas, 1974.⁽²⁾ By analysis.⁽³⁾ Of which 0.64 p. 100 is non-protein nitrogen.⁽⁴⁾ Of which 33 p. 100 is free amino acid nitrogen according to manufacturer.

The experimental diets were made up of the basal diet by changing the ingredient which was under study. The optimum level of each ingredient in each study was used in the basal diet of the next experiment. Every effort was made to give final pH and «texture» in the experimental diets similar to that of the original basal diet by changing the level of HCl and of cellulose respectively. PH was measured by paper pH indicator and was adjusted between 4.0 and 4.4. The preparation of the diets was made according to the procedures described previously (Manoukas, 1974). Each diet (treatment) was put in round plastic containers of a 7 centimetres lower diameter, 9 centimetres upper diameter and 4 centimetres height, covered with a plastic lid. Approximately 60 grammes of diet was placed in each container (replicate). Five replicates per treatment were used. Eggs 24 to 48 hours old were used from adults reared in this Laboratory (Tsitsipis, 1973). Five eggs/gramme diet were used. Eggs were put directly on the diet, with a fine brush. Hatchability was checked on 20 eggs out of 300/container put on moist tissue paper. Pupae were collected on the 11th day and each day thereafter. The day at which 90 p. 100 of pupae were obtained was considered as «days to pupation». The pupae were weighed 3 days after the «days to pupation». Adult emergence was recorded from

a sample of 100 pupae obtained randomly from each replicate. Diets and pupae were kept in an incubator at 25 ± 1 °C. Statistical procedures, when used, were those of Steel and Torrie (1960). The minimum requirement was the lowest level of the ingredient which gave results statistically equivalent to the level allowed the best larval performance. As suggested, best yield was considered for the ingredient which was at higher level next to the minimum requirement.

Results and conclusions

Four experiments were carried out to study the effect of brewer's yeast soy hydrolysate, olive oil and sugar upon the characteristics of *D. oleae* larvae and to determine the requirement of each ingredient for larval development. Two additional experiments were carried out to substantiate the interaction between yeast and soy hydrolysate and between yeast and olive oil.

Experiment 1 (table 2)

Seven levels of yeast were used in this experiment. These are 0, 2.5, 5.0, 7.5, 10.0, 12.5 and 15.0 g per 55 millilitres water. Table 2 presents the results. At 0 and 2.5 grammes level the number of pupae per gramme diet was significantly different compared to each and to all other levels. The yeast-free diet (0 level) have significantly lower pupal weight and adult emergence than any other diet. It took 25 days for larvae to pupate in the yeast-free diet vs. 15 in the 2.5 grammes level and 12 the 7.5 grammes level. The 2.5 grammes level gave pupal weight and adult emergence equivalent to 5.0 grammes level but different than the 7.5 grammes level. The 7.5 grammes level gave results equivalent to all diets containing higher levels of yeast and it did not differ from the 5.0 grammes level. It appears that 5 grammes of yeast per 55 millilitres water is the minimum level of yeast required and 7.5 grammes of yeast is the optimum level. Thus 7.5 grammes level of yeast will be used in the following experiments.

TABLE 2

Characteristics of D. oleae larvae reared on the basal diet with variable levels of brewer's yeast

| Characteristic | Yeast (g/55 ml water) | | | | | | |
|---------------------------|-----------------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | 0 | 2.5 | 5.0 | 7.5 | 10.0 | 12.5 | 15.0 |
| Eggs hatched, p. 100..... | 68 | 78 | 81 | 90 | 89 | 84 | 86 |
| Pupae, number/g diet..... | 0.2 ^a | 1.8 ^b | 3.4 ^c | 4.0 ^c | 4.1 ^c | 3.9 ^c | 3.5 ^c |
| Days to pupation..... | 25 | 15 | 13 | 12 | 11 | 11 | 11 |
| Weight, mg/pupa..... | 1.7 ^a | 3.3 ^b | 3.9 ^{bc} | 5.2 ^c | 5.4 ^c | 5.2 ^c | 5.7 ^c |
| Adults, p. 100 pupae..... | 7 ^a | 32 ^b | 46 ^{bc} | 64 ^c | 70 ^c | 68 ^c | 75 ^c |

Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 0.05 level of probability by Duncan's multiple range test.

Experiment 2 (table 3)

The objective of this experiment was to study the effect of 0, 0.5, 1, 2, 3 and 4 grammes of soy hydrolysate per 55 millilitres water in the basal diet. Table 3 presents the results. The soyfree diet depressed significantly pupal yield and adult emergence compared to any other diet. Pupal weight was significantly lower in the soy-free diet when compared to diets containing 1 or more gramme of soy, which gave equivalent results. Pupal weight of the diet containing 1 gramme of soy did not differ significantly compared to diet containing 0.5 gramme soy. Over all consideration of the data of Table 3 suggests that a level between 0.5 and 1 gramme soy per 55 millilitres water is the minimum quantity of soy required and 2 grammes of soy is the optimum level required for best pupal yield. This is in line with results obtained by Hagen *et al.* (1963). The need for soy hydrolysate may be due to the lack of symbiotes in the larvae grown on artificial diet (Hagen, 1966). However, the high level of soy hydrolysate (3 grammes) elevates considerably the peptide-bound amino acid titre of the artificially grown larvae (Manoukas, 1972) compared to the ones grown on the natural food (olive fruit) which contains traces of free amino acids (Manoukas *et al.*, 1973). This suggests some caution in the use of high levels of soy hydrolysate in the artificial diets. The level of 2 grammes will be used in the basal diet of the following experiments instead of the 3 grammes level presented in Table 1. Some visible microbial contamination was observed, in the diet containing 4 grammes of soy.

TABLE 3

Characteristics of D. oleae larvae reared on the basal diet with variable levels of soy hydrolysate

| Characteristic | Soy hydrolysate (g/55 ml water) | | | | | |
|---------------------------|---------------------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|
| | 0 | 0.5 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Eggs hatched, p. 100..... | 68 | 73 | 82 | 76 | 74 | 78 |
| Pupae, number/g diet..... | 0.9 ^a | 2.2 ^b | 2.6 ^b | 2.7 ^b | 2.8 ^b | 2.4 ^b |
| Days to pupation..... | 17 | 15 | 14 | 13 | 13 | 13 |
| Weight, mg/pupa..... | 3.9 ^a | 4.5 ^{ab} | 4.8 ^{bc} | 5.9 ^c | 5.8 ^c | 5.7 ^c |
| Adults, p. 100 pupae..... | 48 ^a | 73 ^b | 78 ^b | 76 ^b | 79 ^b | 71 ^b |

Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 0.05 level of probability by Duncan's multiple range test.

Experiment 3 (table 4)

Brewer's yeast contains non-protein nitrogen (presumably free amino acids) (table 1) which was shown to give the same results with soy hydrolysate (Manoukas, 1974). This experiment was designed to study the effect of two levels of soy (0.5 and 2.0 grammes) at two levels of yeast (5.0 and 10.0 grammes), per 55 millilitres water and to substantiate their interactions. A 2×2 factorial experiment was designed for this purpose. Table 4 presents the results. Statistical analysis of the data indicates that the two factors (yeast and soy) are not independent; there are significant differences between simple effects of yeast at the two levels of soy and conversely between

simple effects of soy at the two levels of yeast. It is of interest to note that the results in the diet containing 5.0 grammes of yeast and 2.0 grammes of soy were equivalent to that of the diet containing 10.0 grammes of yeast and 0.5 gramme of soy. This suggests that a common factor is supplied by both yeast and soy. There are indications that this factor involves free amino acids (Hagen *et al.*, 1963 ; Manoukas, 1972 ; Manoukas, 1974).

TABLE 4

Effect of brewer's yeast, soy hydrolysate and their interaction upon the characteristics of D. oleae larvae reared on the basal diet (1)

| Brewer's yeast (g/55 ml water) | 5.0 | | 10.0 | |
|---------------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | 0.5 | 2.00 | 0.5 | 2.0 |
| Soy hydrolysate (g/55 ml water) | | | | |
| Characteristic (2) | | | | |
| Hatchability, p. 100..... | 89 | 93 | 98 | 95 |
| Pupae, number/g diet..... | 0.5 ^a | 3.0 ^b | 2.6 ^b | 4.1 ^c |
| Days to pupation..... | 2.0 | 15 | 15 | 12 |
| Weight, mg/pupa..... | 2.8 ^a | 4.6 ^b | 3.5 ^a | 5.8 ^c |
| Adults, p. 100 pupae..... | 16 ^a | 67 ? | 53 ? | 74 ? |

(1) Basal diet with 2 g soy hydrolysate per 55 ml water (Experiment 2, table 3).

(2) Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 5 p. 100 level of probability by analysis of variance for 2 × 2 factorial experiment.

Experiment 4 (table 5)

The purpose of this experiment was to determine the level of sucrose required in the basal diet for best yield of *D. oleae* larvae. Levels of 0, 1, 2, 4 and 8 grammes of sucrose per 55 millilitres water were used. Table 5 presents the results. It is apparent that the larvae do not require any sucrose. It seems that brewer's yeast and soy hydrolysate met the requirements of larvae for carbohydrates. It should be noted that Hagen (1963) did not include any sugar in the standard larval medium which however contained carrots in addition to yeast, soy hydrolysate and oil. Due to the result of this experiment the basal diet will not include any sucrose in the following experiments.

TABLE 5

Characteristics of D. oleae larvae reared in the basal diet (1) with variable levels of sucrose

| Characteristic (2) | sucrose (g/55 ml water) | | | | |
|----------------------------|-------------------------|-----|-----|-----|-----|
| | 0 | 1 | 2 | 4 | 8 |
| Eggs hatched, p. 100..... | 88 | 92 | 71 | 76 | 81 |
| Pupae, number/g diet..... | 2.6 | 2.4 | 2.8 | 2.3 | 2.2 |
| Days to pupation..... | 12 | 13 | 12 | 12 | 13 |
| Pupae weight, mg/pupa..... | 5.6 | 5.2 | 4.9 | 4.9 | 5.3 |
| Adults, p. 100 pupae..... | 67 | 66 | 72 | 74 | 64 |

(1) Basal diet with 2 g of soy hydrolysate per 55 ml water (Experiment 2, table 3).

(2) Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 5 p. 100 level of probability by Duncan's multiple range test.

Experiment 5 (table 6)

This experiment included the study of an olive oil-free diet and of diets containing 1, 2, 4 and 8 millilitres of olive oil per 55 millilitres water. Table 6 presents the results. The olive oil-free diet depressed significantly the number of pupae, the pupal weight and adult emergence compared to diets containing 2 or more millilitres oil. In addition, it took 19 days for the larvae to pupate compared to 15 days for the 1 millilitre level, 13 days for the 2 millilitres level and 12 days for the 4 and 8 millilitres level. The level of 2 millilitres did not differ significantly from either the 1 millilitre level or the 4 millilitres level. Light visible contamination was observed on the diet containing 8 millilitres oil. Over all evaluation of the data suggests that 2 millilitres oil is the minimum requirement but a level of 4 millilitres is required for best results.

TABLE 6

Characteristics of D. oleae larvae reared on the basal diet ⁽¹⁾ with variable levels of olive oil

| Characteristic ⁽²⁾ | Olive oil (ml/55 ml water) | | | | |
|-------------------------------|----------------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|
| | 0 | 1 | 2 | 4 | 8 |
| Eggs hatched, p. 100..... | 76 | 72 | 83 | 69 | 78 |
| Pupae, number/g diet..... | 0.1 ^a | 1.8 ^b | 2.6 ^{bc} | 2.9 ^c | 3.0 ^c |
| Days to pupation..... | 19 | 15 | 13 | 12 | 12 |
| Weight, mg/pupa..... | 2.7 ^a | 4.0 ^{ab} | 5.3 ^{bc} | 5.8 ^c | 5.7 ^c |
| Adults, p. 100 pupae..... | 28 ^a | 48 ^{ab} | 66 ^b | 79 ^b | 71 ^b |

⁽¹⁾ Basal diet without sucrose (experiment 4, table 5) and with 2 g soy hydrolysate per 55 ml water (Experiment 2, table 3).

⁽²⁾ Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 5 p. 100 level of probability.

Experiment 6 (table 7)

This experiment was carried out to study the effect of two levels of olive oil (0 and 4 millilitres per 55 millilitres water) at two levels of brewer's yeast (7.5 and 15.0 grammes per 55 millilitres water) and to substantiate their interaction. A 2 × 2 factorial experiment was designed for this purpose. Table 7 presents the results. Statistical analysis of the data suggests that the two factors studied are not independent. Apparently the lipid content of brewer's yeast (table 1) is utilized by the larvae since at 0 millilitre oil levels the number of pupae and the pupal weight were improved significantly when yeast increased from 7.5 to 15.0 grammes. At 4 millilitres level of oil both levels of yeast gave equivalent results which indicate that all requirements of larvae were met, at the low yeast level.

On the basis of the results obtained, the following conclusions can be made.

1) Brewer's yeast affects the number of pupae, days to pupation, pupal weight and adult emergence up to a minimum level of 5.0 grammes per 55 millilitres water. 7.5 grammes appears to be the quantity required for best pupal yield and adult emergence.

TABLE 7

Effect of brewer's yeast, oil and their interaction upon the characteristics of D. oleae reared in the basal diet ⁽¹⁾

| Brewer's yeast (g/55 ml water) | 7.5 | | 15.0 | |
|--------------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | 0 | 4 | 0 | 4 |
| Oil (g/55 ml water) | | | | |
| Characteristic ⁽²⁾ | | | | |
| Hatchability, p. 100..... | 88 | 80 | 83 | 88 |
| Pupae, number/g diet..... | 0.3 ^a | 3.3 ^c | 1.3 ^b | 3.4 ^c |
| Days to pupation..... | 18 | 11 | 16 | 12 |
| Weight, mg/pupa..... | 2.5 ^a | 5.5 ^c | 4.4 ^b | 5.9 ^c |
| Adults, p. 100 pupae..... | 23 ^a | 68 ^b | 43 ^{ab} | 64 ^b |

⁽¹⁾ Basal diet with 2 g soy hydrolysate per 55 ml water (Experiment 2, table 3) and without sucrose (Experiment 2, table 5).

⁽²⁾ Means in the same row followed by the same letter do not differ significantly at the 5 p. 100 level of probability by analysis of variance for 2 × 2 factorial experiment.

2) Soy hydrolysate affects the number of pupae, the pupal weight, days to pupation and adult emergence up to a minimum level of 1.0 gramme per 55 millilitres water. A level of 2.0 grammes of soy hydrolysate is the suggested quantity for best performance of *D. oleae* larvae, at 7.5 grammes of brewers yeast. At different levels of yeast the soy hydrolysate required changes because of the interaction involved between these two ingredients.

3) Sucrose is not required to be added in the basal diet. Larvae meet their carbohydrate requirements from basal diet, yeast and soy hydrolysate.

4) Olive oil affects yield up to a minimum level of 2 millilitres per 55 millilitres water. 4 millilitres of oil is suggested for best results in the basal diet without sugar. At different levels of yeast the oil required changes because of the interaction involved, between these two ingredients. This interaction makes necessary an analysis of yeast for fat prior to diet formulation.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Acknowledgments

I wish to thank Dr. J. Tsitsipis and Dr. G. Tsiropoulos of this Laboratory for critical review of this manuscript.

Résumé

Caractéristiques biologiques des larves de Dacus oleae (Diptera, Tephritidae), élevées sur milieux nutritifs larvaires contenant des composants à concentration variable

L'effet de la levure de bière, de l'hydrolysate de soja, de l'huile d'olive et du sucre sur les caractéristiques des larves de la mouche de l'olivier (*Dacus oleae*) a été étudié et les besoins des larves dans un milieu nutritif simplifié ont été déterminés. Deux expériences supplémentaires ont mis en évidence une interaction d'une part entre la levure de bière et l'hydrolysate de soja et d'autre part entre la

levure de bière et l'huile d'olive. A l'exception du sucre, tous les autres composants étudiés sont essentiels pour la croissance et le développement normal des larves de *D. oleae*.

La concentration minimale de l'hydrolysate de soja est en relation avec la concentration de la levure de bière et vice-versa. De même en ce qui concerne la levure de bière et l'huile d'olive.

Il apparaît qu'une concentration de 7,5 grammes de levure de bière, 2,0 grammes d'hydrolysate de soja et 4,0 millilitres d'huile d'olive par 55 millilitres d'eau est la concentration requise pour l'obtention de larves de *D. oleae* à caractéristiques biologiques optimales.

References

- AOAC, 1955. Ass. Off. Agri. Chemistr. Methods of analysis.
- HAGEN K. S., 1966. Dependence of the olive fly, *Dacus oleae* larvae on symbiosis with *Pseudomonas savastanoi*, for the utilization of olive. *Nature*, **209**, 423-424.
- HAGEN K. S., SANTAS L., TSEKOURAS A., 1963. A technique of culturing the olive fly *Dacus oleae* Gmel. on synthetic media under xenic conditions. Proc. Symp., Athens, Apr. 22-26, 1963. Int. Atom. Energy Agency, Vienna 512 p.
- MANOUKAS A. G., 1972. Research report on nutrition and chemistry of the olive fruit fly *Dacus oleae*, Gmelin. GAEC. N.R.C. « Demokritos », Athens, DEMO 72/9. 40 p.
- MANOUKAS A. G., 1972. Free and peptide-bound amino acids in the insect *Dacus oleae* (Gmelin) grown under natural and artificial conditions. *Comp. Biochem. Physiol.*, **43B**, 787-794.
- MANOUKAS A. G. 1974. Protein hydrolysate-free larval diets for rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae*. Proc. Symp. on the Sterility Principle for Insect Control, Innsbruck, Austria, 22-26 July, 1974. Int. Atom. Energy Agency SM-186. Accepted for publication.
- MANOUKAS A. G., 1975. Low-cost larval diets for mass production of the olive fruit fly. *J. Econ. Entom.*, **68** (1) : 22-24.
- MANOUKAS A. G., MAZOMENOS B., PATRINO M. A., 1973. Amino acid compositions of three varieties of olive fruit. *J. Agric. Food Chem.*, **21**, 215-217.
- STEEL R. G., TORRIE J. H., 1960. Principles and Procedures of Statistics. MacGraw-Hill Co, London. 482 p.
- TSITSIPIS J. A., 1974. Report on mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin) at « Demokritos ». Panel and Research Coordination Meeting on Fruit Fly Control by Sterile Insect Technique. Nov. 12-16, 1973. Int. Atom. Energy Agency, Vienna. Accepted for publication.
- TZANAKAKIS M. E., 1971. Rearing methods for the olive fruit fly *Dacus oleae* (Gmelin). *Ann. Sch. Agric. For., Univ. Thessaloniki*, **14**, 293-326.

A New Chemosterilant for *Dacus oleae* (Gmelin)

G. E. HANIOTAKIS and P. CATSOULACOS *

Department of Biology, N.R.C. « Democritos » Aghia Paraskevi Attikis, Athens, Greece.

* Chemistry Department, N.R.C. « Democritos » Aghia Paraskevi Attikis, Athens, Greece.

Summary

A recently synthesized steroidal nitrogen mustard, the Homo-aza-steroidal ester of [p-[bis(2 chloroethyl) amino]phenyl] acetic acid, a promising antitumor agent with relatively low mammalian toxicity, and no mutagenic or carcinogenic properties, was tested for its sterilizing effects on *Dacus oleae* (Gmelin). Given orally it can induce various degrees of sterility in both sexes of *D. oleae*, up to complete and permanent sterility under certain conditions, with no effect on survival. Sterilization cannot be obtained by topical application.

Introduction

The effectiveness of certain chemosterilants on *Dacus oleae*, has been demonstrated in laboratory tests (Haniotakis and Galachtiou, 1973 ; and also references cited therein). Orphanidis *et al.* (1966) were able to significantly reduce egg hatchability in the field by the use of chemosterilants in odor-baited MacPhail traps. Additionally it has been found (Haniotakis, 1973) that chemosterilization of *D. oleae* does not affect male competitiveness as is the case with γ -ray sterilization.

Despite the above results the use of chemosterilants has not been pursued any further in *D. oleae* control due to high mammalian toxicity and the mutagenic and carcinogenic properties of the effective chemicals involved.

In recent years, satisfactory results are constantly reported, in cancer chemotherapy, with a series of newly developed steroidal nitrogen mustards which are less toxic than some of the well-known nitrogen mustards in general use (Boutis, 1973 ; Catsoulacos and Boutis, 1973a ; 1973b ; 1974 ; 1975 ; Catsoulacos *et al.*, 1976 ; Wampler and Catsoulacos, 1977). In these substances, the alkylating agent is connected to modified steroids, such as lactams and lactones, which play the role of a biologically acceptable platform of transporting the alkylating agent to the site of action in a specific manner (Wampler and Catsoulacos, 1977).

The above satisfactory results prompted us to study the sterilizing properties of one of these compounds and most specifically of the Homo-aza-steroidal ester of [p-[bis(2 chloroethyl) amino] phenyl] acetic acid with relatively low mammalian toxicity (Catsoulacos and Boutis, 1973) and with non-mutagenic and non-carcinogenic

effects (Boutis, personal communication) on *D. oleae*. The development of a relatively safe chemosterilant for *D. oleae*, the most destructive olive pest for most olive-growing countries could have far-reaching consequences.

Materials and methods

The substance tested, 3-hydroxy-13-amino-13, 17-seco-5-androstanoic-13, 17-lactam [p-[bis (2 chloroethyl) amino] phenyl] acetate (fig. 1), which was synthesized

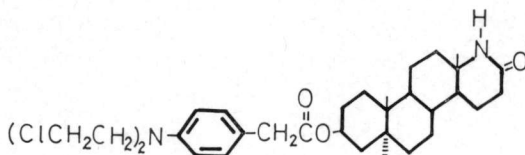


FIG. 1.

at « Democritos » N.R.C., Chemistry Dept., was mixed into a standard adult diet (Tsitsipis, 1975) in liquid or dehydrated and powdered form or in a 20 p. 100 sugar solution. Because the above substance is insoluble in water, it was dissolved either in acetone or in a mixture of acetone and 1 p. 100 corn oil before being mixed with the diet. The chemical was offered to the flies for 1, 2, 4 and 8-day periods in concentrations of 0.25 p. 100 and 0.5 p. 100. Liquid diet was offered in small droplets on waxed paper and dry diet in petri dishes.

In one experiment topical application was used as the method of treatment with a dosage of 0.05 milligramme/fly in 1 microlitre of acetone at the ventral side of the thorax.

Test flies were obtained from a laboratory colony at « Democritos » maintained on artificial diets for more than 70 generations. Flies were sexed and offered the chemicals the first day of their emergence. At the end of the treatment period the two sexes were brought together to mate. Pairs were transferred during copulation to small cages 15 centimetres cube, one pair per cage, or to large cages, 30 centimetres cube, 25 pairs per cage. Tests were conducted in the laboratory with 12-hours artificial light and 12-hours dark periods, R.H. 65 ± 5 p. 100 and temperature 25 ± 2 °C.

Results and discussion

Table 1 shows the average number of eggs laid daily by each female for five consecutive weeks, the percentage of non-hatched eggs and mortality of each sex.

Fecundity of normal females mated with treated males was not affected while that of treated females was drastically reduced.

Hatchability of eggs laid by normal females mated with treated males was reduced considerably, but not completely. Variations in the hatchability of eggs between individual females as well as variations in the degree of degeneration of treated male testes as revealed by light microscope studies indicated that individual males were subjected to varying degrees of sterilization. It is suspected that this is the results of the method of treatment combined with the insolubility of the substance used in the water.

TABLE 1

Fecundity, sterility and mortality of Dacus oleae flies fed for 48 h with liquid adult diet containing 0.5 p. 100 chemosterilant dissolved in acetone. Means of 18 cages each containing one insect pair $\pm$ SE

| Sex treated | Week | No. of eggs laid/ $\bar{x}$ /day | p. 100 of eggs unhatched | p. 100 mortality accumulatively | |
|--------------------|------|----------------------------------|--------------------------|---------------------------------|-----------|
| | | | | $\bar{x}$ | $\bar{y}$ |
| $\bar{x}$ | 1 | 23.4 $\pm$ 7.9 | 82.0 $\pm$ 10.5 | 0.0 | 0.0 |
| | 2 | 22.4 $\pm$ 11.4 | 83.1 $\pm$ 10.5 | 0.0 | 0.0 |
| | 3 | 18.0 $\pm$ 13.4 | 80.6 $\pm$ 14.7 | 0.0 | 11.1 |
| | 4 | 18.1 $\pm$ 16.2 | 78.8 $\pm$ 12.8 | 0.0 | 22.2 |
| | 5 | 12.1 $\pm$ 14.1 | 91.4 $\pm$ 7.2 | 0.0 | 33.3 |
| $\bar{y}$ | 1 | 2.5 $\pm$ 1.8 | 87.9 $\pm$ 16.0 | 5.6 | 0.0 |
| | 2 | 0.7 $\pm$ 1.4 | 57.3 $\pm$ 10.0 | 5.6 | 11.1 |
| | 3 | 1.6 $\pm$ 3.4 | 57.6 $\pm$ 22.7 | 5.6 | 16.7 |
| | 4 | 1.8 $\pm$ 4.2 | 42.8 $\pm$ 27.7 | 5.6 | 16.7 |
| | 5 | 2.0 $\pm$ 3.7 | 50.9 $\pm$ 28.2 | 5.6 | 16.7 |
| Control | 1 | 17.0 $\pm$ 8.5 | 31.5 $\pm$ 22.7 | 5.6 | 5.6 |
| | 2 | 18.3 $\pm$ 11.6 | 26.6 $\pm$ 36.2 | 5.6 | 5.6 |
| Acetone | 3 | 13.1 $\pm$ 12.1 | 18.9 $\pm$ 27.4 | 5.6 | 5.6 |
| $\bar{x}, \bar{y}$ | 4 | 13.7 $\pm$ 15.0 | 11.7 $\pm$ 28.0 | 11.1 | 16.7 |
| | 5 | 7.8 $\pm$ 11.5 | 23.0 $\pm$ 37.6 | 11.1 | 16.7 |

Hatchability of the few eggs laid by the treated females which were mated with normal males was also reduced considerably, but not completely. The increased degree of egg hatch observed here was in most cases the result of high hatchability rates of a small number of individual females.

In one experiment corn oil in the proportion of 1 p. 100 was added to the acetone solution of the chemosterilant which was then mixed with the liquid fly diet. Table 2

TABLE 2

Fecundity, sterility and mortality of Dacus oleae flies fed for 48 h with liquid adult diet containing 0.5 p. 100 chemosterilant dissolved in acetone and corn oil. Means of 10 cages each containing one insect pair $\pm$ SE

| Sex treated | Week | No. of eggs laid/ $\bar{x}$ /day | p. 100 of eggs unhatched | p. 100 mortality accumulatively | |
|---------------------------------|------|----------------------------------|--------------------------|---------------------------------|-----------|
| | | | | $\bar{x}$ | $\bar{y}$ |
| $\bar{x}$ | 1 | 12.5 $\pm$ 7.9 | 95.6 $\pm$ 4.6 | 10.0 | 30.0 |
| | 2 | 12.0 $\pm$ 8.4 | 92.9 $\pm$ 8.7 | 10.0 | 50.0 |
| | 3 | 15.0 $\pm$ 4.2 | 85.2 $\pm$ 9.5 | 20.0 | 50.0 |
| $\bar{y}$ | 1 | 2.9 $\pm$ 3.5 | 75.9 $\pm$ 21.6 | 0.0 | 20.0 |
| | 2 | 1.9 $\pm$ 3.3 | 99.3 $\pm$ 1.4 | 0.0 | 30.0 |
| | 3 | 2.2 $\pm$ 2.3 | 80.0 $\pm$ 34.6 | 0.0 | 60.0 |
| Control | 1 | 17.9 $\pm$ 8.7 | 10.0 $\pm$ 10.0 | 30.0 | 30.0 |
| Acetone | 2 | 13.2 $\pm$ 7.9 | 13.6 $\pm$ 7.9 | 30.0 | 40.0 |
| and Corn Oil $\bar{x}, \bar{y}$ | 3 | 9.5 $\pm$ 12.0 | 15.4 $\pm$ 6.0 | 40.0 | 70.0 |

shows the results of this experiment. Fecundity, although at lower levels than that of the previous experiments, followed the same pattern. The degree of sterility when males or females were treated appeared to be higher in this last experiment. The unusually high mortality rates which were observed here, including the controls, could be attributed to a bacterial pathogen which infests the colony periodically. There are indications, however, that corn oil in the adult diet induces high mortality.

The chemical dissolved in acetone or in acetone containing 1 p. 100 corn oil was also mixed with dehydrated and powdered adult diet (0.5 p. 100) and offered to the flies for 24 hours. In both cases no sterilization was achieved nor was any effect on fecundity observed. Insect mortality, however, was above normal in all cases, including the controls.

When the chemical was incorporated in a sugar solution which was then presented to both sexes for 24 hours no sterilization or any other effect was observed.

Topical application induced no sterilization of any degree and fecundity and mortality rates of treated insects remained at normal levels.

In a preliminary experiment the possibility of achieving complete sterilization without inducing high mortality was tested by allowing both sexes to feed on treated liquid diet (0.25 p. 100 material dissolved in acetone) for 1, 2, 4 and 8-day periods. The test was conducted in large cages (30 centimetres cube) each containing 25 insect pairs. Table 3 shows fecundity and sterility obtained during the first week after treatment when the maximum number of eggs were laid, and during a total period of 5 weeks. Insect mortality rate was at normal levels. Complete sterilization was achieved only after 8-day feeding. Light microscope observations revealed complete degeneration of testes and ovaries in all insects after 8 days of treatment.

TABLE 3

Fecundity and sterility of Dacus oleae flies fed for 1, 2, 4 and 8 days with chemosterilant, 0.25 p. 100 in liquid diet and dissolved in acetone. Means of three cages of 25 insect pairs each per treatment, both sexes treated, $\pm$ SE

| No. of days
Fed with chemical | Week | No. of eggs
laid/♀/day | p. 100 of eggs
unhatched |
|----------------------------------|------|---------------------------|-----------------------------|
| 1 | 1 | 2.2 $\pm$ 0.5 | 86.2 $\pm$ 18.7 |
| | 1-5 | 1.4 $\pm$ 0.6 | 77.2 $\pm$ 18.6 |
| 2 | 1 | 1.7 $\pm$ 0.5 | 85.8 $\pm$ 22.9 |
| | 1-5 | 0.5 $\pm$ 0.8 | 81.6 $\pm$ 23.6 |
| 4 | 1 | 1.4 $\pm$ 0.7 | 88.7 $\pm$ 10.0 |
| | 1-5 | 0.9 $\pm$ 0.9 | 84.4 $\pm$ 16.5 |
| 8 | 1 | * | 100.0 |
| | 1-5 | 0 | — |

* Two eggs laid only during the first week.

The effectiveness of this substance in sterilizing both sexes of *D. oleae* without affecting their longevity has been demonstrated. For any practical use, however, further work is needed in order to develop a method of treatment which will induce complete sterility in shorter periods of time.

Reçu pour publication en janvier 1977.

Résumé

*Un nouveau chimiosterilisant pour *Dacus oleae**

Un agent antitumeur, récemment préparé synthétiquement, l'Homo-aza-stéroïdal ester de l'acide acétique [p-[bis(2 chloroéthyl) amino] phényl], de toxicité faible et dépourvu de propriétés mutagènes ou cancérogènes, fut essayé comme stérilisant sur *Dacus oleae* (Gmelin). Administré oralement, il peut induire la stérilité aux *Dacus* des deux sexes, à des niveaux différents allant (dans certaines conditions) jusqu'à la stérilité complète et permanente ; cette administration fut sans effet létal. Par applications topiques nous n'avons pas obtenu d'effets stérilisants.

Bibliographical references

- BOUTIS L., 1973. Homo-aza-steroids (Studies on their cytostatic effects on transplantable tumors). Thesis for a Lectureship. Theagenion Cancer Institute, Thessaloniki, Greece (In Greek with English and German summaries.)
- CATSOULACOS P., BOUTIS L., 1973a. Antitumor activity of a homo-aza-steroidal ester of [p-[bis(2-chloroethyl) amino] phenyl] acetic acid (NSC-71934). *Cancer Chemotherapy Repts*, **57**, 365-367.
- CATSOULACOS P., BOUTIS L., 1973b. Aza-steroids. Beckman rearrangement of 3 β -acetoxy-5 α -androstan-17-one oxime acetate with boron fluoride. Alkylating agents. *Chimie Thérapeutique*, **2**, 215-17.
- CATSOULACOS P., BOUTIS L., 1974. Cytostatic action of 3 β -Hydroxy-13-amino-13, 17-seco-5-androsten-17-cis-13, 17-lactam P-N, N-bis(2-chloroethyl) amino phenylacetate. *Eur. J. Med. Chem.*, **9**, 211-213.
- CATSOULACOS P., BOUTIS L., 1976. Antitumor activity of steroidal lactone esters of N, N-bis(2-chloroethyl) amino phenyl acetic acid. *Eur. J. Med. Chem.* **13**, 159-161.
- HANIOTAKIS G. E., 1973. Sexual competitiveness of metepa-sterilized males of *Dacus oleae*. *Environmental Entomol.*, **2**, 731-736.
- HANIOTAKIS, G. E., GALACHTIOU G., 1973. Metepa sterilization of the olive fruit fly. *J. Econ. Entomol.*, **66**, 55-61.
- ORPHANIDIS P. S., PATSAKOS P. G., KALMOUKOS P. E., 1966. Preliminary field experiment on the possibility of chemical sterilization of the adult olive fruit flies, *Dacus oleae* (Gmel) *Ann. Inst. Phytopathol. Benaki*, **7**, 189-201 (in Greek).
- TSITSIPIS J. A., 1975. Mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmel), at « Democritos ». In *Fruit Fly Control by the Sterile Insect Technique. Proc. Panel*, Vienna, Nov. 1973. F.A.O./I.A.E.A., Vienna. STI/PUB/392.
- WAMPLER G. L., CATSOULACOS P., 1977. Antileukemic effect of Homo-aza-steroidal ester of [p-[bis(2-chloroethyl) amino] phenyl] acetic acid. *Cancer Chem. Reports* (in press).
-

Bio-écologie des stades de développement de *Prays oleae* Bern. à Grenade (Espagne) (*Lepidoptera, Plutellidae*)

P. RAMOS, M. CAMPOS et J. M. RAMOS

Estación Experimental del Zaidin, C.S.I.C. Grenade (Espagne)

Résumé

Au cours de 6 années d'observations, les relations entre les variables climatiques et les durées de développement des divers stades de la Teigne de l'Olivier (*Prays oleae* Bern.), ont été étudiées dans les conditions naturelles du Sud de l'Espagne (Province de Grenade).

Des valeurs précises de température maximale et de température minimale, fondamentales pour le développement de la Teigne, ont été définies, ainsi que quelques corrélations — hautement significatives entre les données thermiques et le développement de chaque stade de l'insecte. De plus, une corrélation significative a été obtenue entre la durée de la vie imaginale et l'hygrométrie relative de l'air.

Introduction

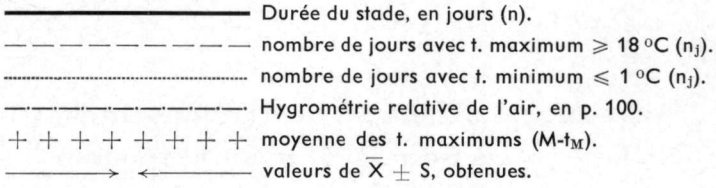
Depuis 1969, dans une zone représentative de l'oléiculture du Sud de l'Espagne, située dans la province de Grenade, nous effectuons un ensemble d'observations sur la bio-écologie, le parasitisme et la dynamique des populations de la Teigne de l'Olivier, *Prays oleae* Bern.

Dans le présent travail, nous analysons les relations existant entre les conditions climatiques du « biotopo Olivier » étudié, et la durée totale de développement des divers stades de la Teigne au cours des 3 générations annuelles du Lépidoptère, respectivement phyllophage, anthophage et carpophage.

Pour évaluer la durée normale des stades œuf, chenille, chrysalide et adulte de l'insecte, nous avons calculé la moyenne pour ces différents stades ($\bar{X}$), sur les 6 ans d'observations (de 1970 à 1975) et l'écart-type (S). De plus, nous avons établi l'équation de régression donnant la durée de chaque stade évolutif (Y), en fonction de la variable climatique (x), la plus importante et la plus significative de la saison d'apparition du stade considéré.

Matériel et méthodes

Comme nous ne disposons pas d'une technique d'élevage artificiel permettant d'avoir un cycle biologique complet de *Prays oleae*, nous avons été obligés d'obtenir le matériel vivant nécessaire à cette étude en récoltant les larves de 4^e et de 5^e stades



* * *

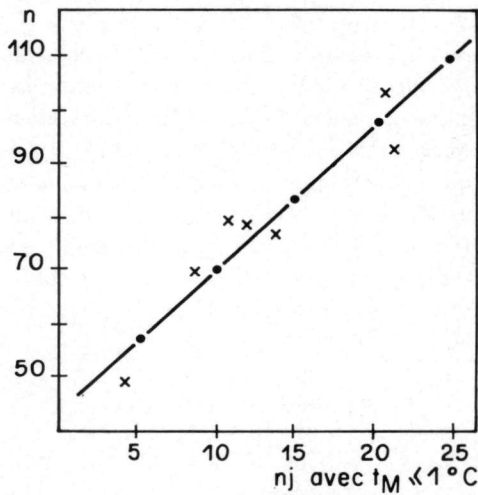
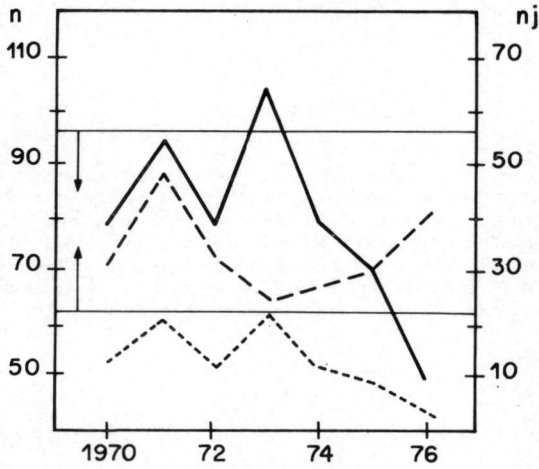


FIG. 1 et 2. — Génération phyllophage : ponte.

des 3 générations annuelles. Ces larves ont été isolées individuellement et mises dans des conditions d'élevage identiques à celles de leur biotope.

A partir de ces larves, nous avons obtenu de nombreuses chrysalides, un grand nombre d'adultes et de pontes, avec lesquels nous pouvions effectuer les diverses observations.

Simultanément, nous avons opéré de nombreuses vérifications en observant sous la loupe binoculaire de larges échantillons végétaux (feuilles, grappes florales, olives), afin de contrôler que les données obtenues par élevage reflétaient étroitement l'évolution de l'insecte dans l'oliveraie.

Résultats et conclusions

I. Génération phyllophage

Ponte.

Le développement embryonnaire de la génération phyllophage s'effectuant au cours de la saison froide (d'octobre à décembre et jusqu'à janvier), nous avons recherché la corrélation existant entre la durée du stade œuf pondu et les basses températures. En procédant par itérations successives, nous avons obtenu une corrélation hautement significative ($P = 0,001$) entre la durée du développement embryonnaire (exprimée en jours) et le nombre de jours par an où la température minimale est inférieure ou égale à 1 °C. Ce nombre de jours est une variable climatique fondamentale pour le stade œuf de la génération phyllophage, parce qu'il va déterminer la durée d'évolution embryonnaire.

Simultanément, nous trouvons que le nombre de jours par an où la température maximale est supérieure ou égale à 18 °C est en corrélation inverse de la corrélation précédente.

Les données rassemblées dans le tableau 1 montrent qu'au cours des 7 années d'observations (1970-1976) sur la durée du développement embryonnaire, celle-ci a été normalement longue pour 5 ans seulement (comprise dans l'intervalle $\bar{X} \pm S = 79 \pm 17$). Par contre, le stade œuf a duré 104 jours en 1973 et 49 jours en 1976, ce qui fut, respectivement, anormalement long et anormalement court.

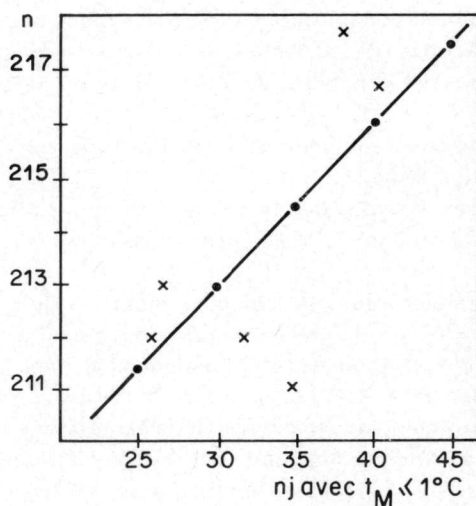
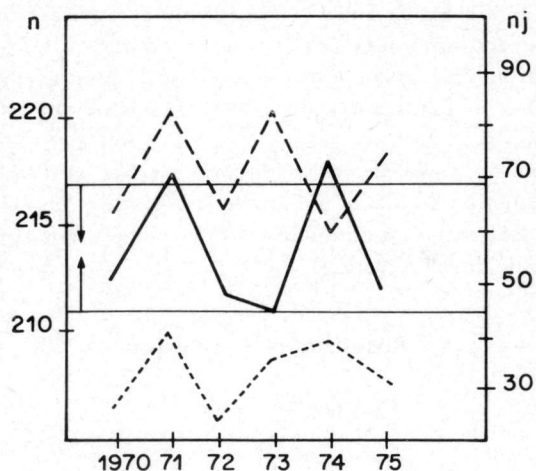
Si nous recherchons la régression liant cette durée et les températures minimales, nous obtenons la droite de la figure 2, tandis que la figure 1 indique le caractère inverse des corrélations avec 1 °C et 18 °C pris comme références du nombre de jours par an des variables thermiques significatives.

Larves.

Durant les 6 années d'étude, la durée normale du développement (comprise dans l'intervalle 217-211 jours) n'a été dépassée qu'au cours de 1974 pour la génération phyllophage (tabl. 1). Les courbes des valeurs obtenues pour les variables thermiques et l'équation de régression, correspondant au nombre de jours par an où la température minimale a été inférieure ou égale à 1 °C, sont représentées par les figures 3 et 4.

Chrysalides.

A ce stade de développement, on trouve une corrélation inverse très significative entre la durée de la chrysalidation et le nombre de jours par an où la température

FIG. 3 et 4. — *G. phyllophage* : larves.

maximale est supérieure ou égale à 18°C (fig. 5 et 6). Sur les 6 ans d'observations, 5 sont compris dans l'intervalle normal de durée de développement du stade chrysalide de la génération phyllophage ($\bar{X} \pm S = 54 \pm 5$, soit un intervalle de 59-49 jours) (tabl. 1).

Adultes.

La durée du vol des papillons est corrélée de façon hautement significative avec le nombre de jours par an où la température maximale est supérieure ou égale à

TABLEAU 1

Durée de développement des divers stades de la génération phyllophage de Prays oleae, données climatiques et analyse statistique

| Année | n | n_j avec $t_m \leq 1^\circ\text{C}$
p. 100 | | n_j avec $t_M \geq 18^\circ\text{C}$
p. 100 | | H. R. | Analyse
statistique |
|--------|-----|---|------|--|------|-------|--------------------------|
| O 1970 | 78 | 13 | 16,7 | 31 | 39,7 | 76 | $\bar{X} = 79$ |
| 1971 | 93 | 21 | 22,6 | 48 | 51,6 | 70 | $r = 0,958\ 9$ |
| 1972 | 78 | 12 | 15,4 | 33 | 42,3 | 70 | $y = 2,70\ x + 43,6$ |
| 1973 | 104 | 21 | 20,2 | 24 | 23,1 | 75 | $S = 17,433$ |
| 1974 | 80 | 11 | 13,7 | 27 | 33,7 | 75 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 69 | 9 | 13,0 | 29 | 42,0 | 65 | |
| 1976 | 49 | 4 | 8,2 | 39 | 79,6 | 52 | |
| L 1970 | 213 | 26 | 12,2 | 65 | 30,5 | 69 | $\bar{X} = 214$ |
| 1971 | 217 | 40 | 18,4 | 81 | 37,3 | 68 | $r = 0,664\ 5$ |
| 1972 | 212 | 26 | 12,3 | 63 | 29,7 | 68 | $y = 0,33\ x + 203,1$ |
| 1973 | 211 | 35 | 16,6 | 80 | 37,9 | 68 | $S = 2,974$ |
| 1974 | 218 | 38 | 17,4 | 58 | 26,6 | 71 | $P = 10\ \text{p. } 100$ |
| 1975 | 212 | 32 | 15,1 | 73 | 34,4 | 66 | |
| C 1970 | 50 | | | 40 | 80,0 | 49 | $\bar{X} = 54$ |
| 1971 | 60 | | | 36 | 60,0 | 61 | $r = 0,949\ 0$ |
| 1972 | 51 | | | 41 | 80,4 | 52 | $y = 1,89\ x + 126,9$ |
| 1973 | 49 | | | 42 | 85,7 | 55 | $S = 5,009$ |
| 1974 | 59 | | | 36 | 61,0 | 63 | $P = 0,01$ |
| 1975 | 49 | | | 40 | 81,6 | 63 | — |
| A 1970 | 34 | | | 33 | 97,0 | 51 | $\bar{X} = 35$ |
| 1971 | 25 | | | 20 | 80,0 | 65 | $r = 0,967\ 7$ |
| 1972 | 34 | | | 31 | 91,2 | 57 | $y = 0,83\ x + 8,43$ |
| 1973 | 45 | | | 44 | 97,8 | 55 | $S = 6,595$ |
| 1974 | 36 | | | 34 | 94,4 | 58 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 39 | | | 33 | 84,6 | 64 | |

Stades : O = Œuf ; L = Chenille ; C = Chrysalide ; A = Adulte.

t_m = température minimale.

t_M = température maximale.

H. R. = hygrométrie relative de l'air, en p. 100.

n = durée de développement du stade, en jours.

n_j = nombre de jours correspondant à $t_m \leq 1^\circ\text{C}$ ou $t_M \geq 18^\circ\text{C}$ au cours des n jours de l'année.

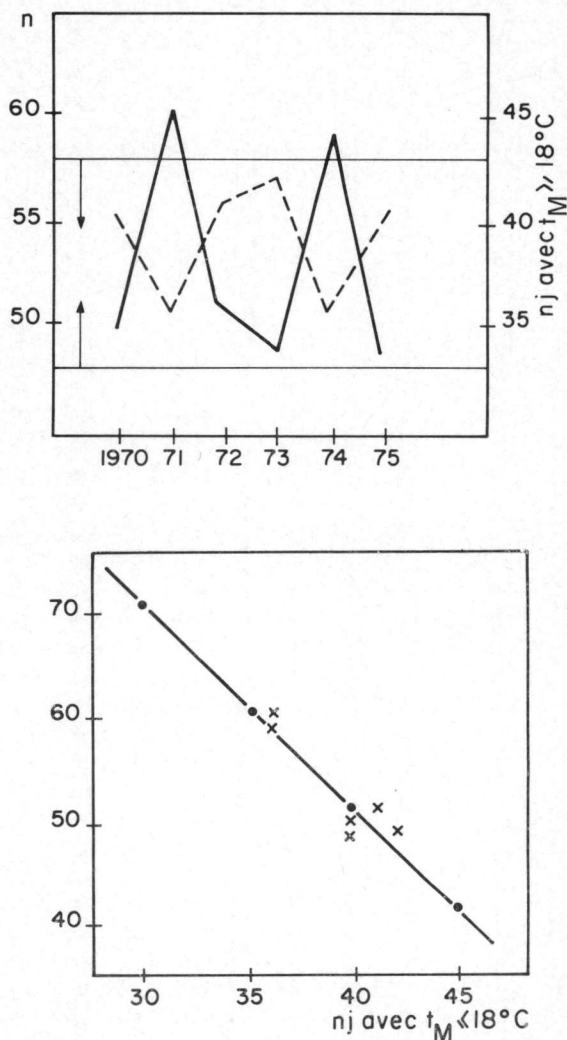
$\bar{X}$ = moyenne des n.

S = écart-type à la moyenne.

r = coefficient de corrélation de Pearson entre n et t_m .

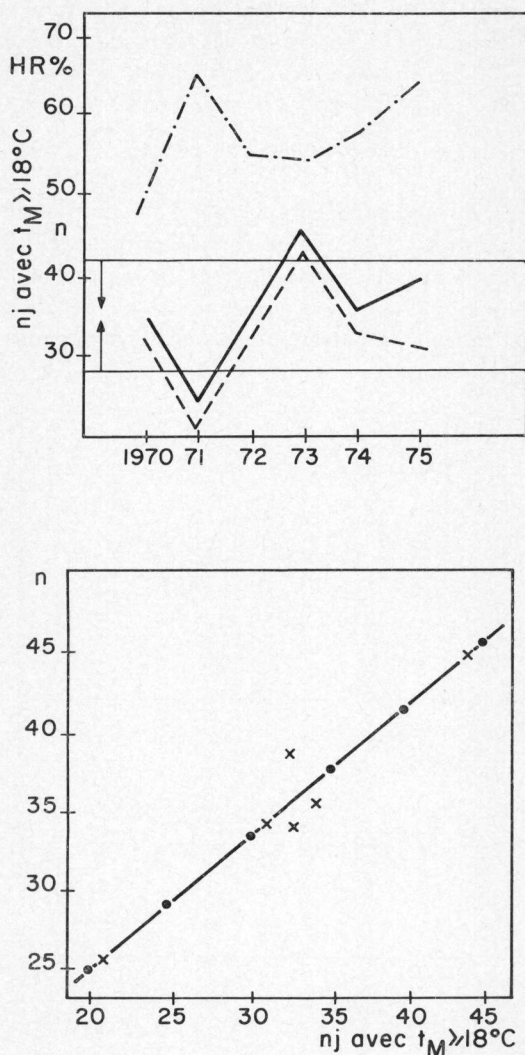
P = seuil de signification de r.

y = équation de régression de n en fonction de $x = n_j(t_m)$.

FIG. 5 et 6. — *G. phyllophage* : chrysalides.

18°C (fig. 7 et 8). Sur les 6 ans d'étude, 4 sont compris dans la normale de durée de vol imaginal (intervalle 42-28 jours) (tabl. 1). On remarquera qu'en année anormale (1971 et 1973), le nombre de jours par an avec une température maximale supérieure ou égale à 18°C a été également beaucoup plus faible ou plus fort que d'habitude pour la région de Grenade.

Enfin, il apparaît nettement d'après la figure 7 que les vols de papillons issus de la génération phyllophage sont étroitement corrélés avec l'hygrométrie relative de l'air. Cette variable climatique vient s'ajouter aux amplitudes thermiques pour agir sur les fluctuations de l'activité imaginale au cours de la saison froide (octobre-décembre et jusqu'à janvier).

FIG. 7 et 8. — *G. phyllophage* : adultes.

En conclusion, pour la génération phyllophage, 2 valeurs thermiques sont fondamentales pour la régulation de la durée des diverses phases de développement de *Prays oleae*. Ce sont les nombres de jours par an où la température maximale et la température minimale sont respectivement supérieure ou égale à 18°C et inférieure ou égale à 1°C . Il est évident que 1°C est le seuil thermique de développement pour tous les stades embryonnaires et postembryonnaires de la Teigne de l'Olivier dans le Sud de l'Espagne. 18°C correspondrait plutôt à un optimum de développement de l'insecte se nourrissant aux dépens des feuilles d'olivier, mais également à un optimum pour l'évolution de l'œuf pondu ainsi que pour l'activité imaginale.

Cependant, il est intéressant de constater que les papillons ont une activité qui dépend de plusieurs variables climatiques parmi lesquelles nous avons pu mettre en évidence non seulement l'action thermique, mais encore celle de l'humidité ambiante.

II. Génération anthophage

Parmi les diverses variables thermiques correspondant à la saison de floraison de l'olivier, l'une d'entre elles s'est avérée comme particulièrement adéquate, pour servir d'indice significatif des diverses étapes de développement de la génération anthophage de la Teigne. Il s'agit de la moyenne des températures maximales journalières au cours de chacun des divers stades de développement correspondants.

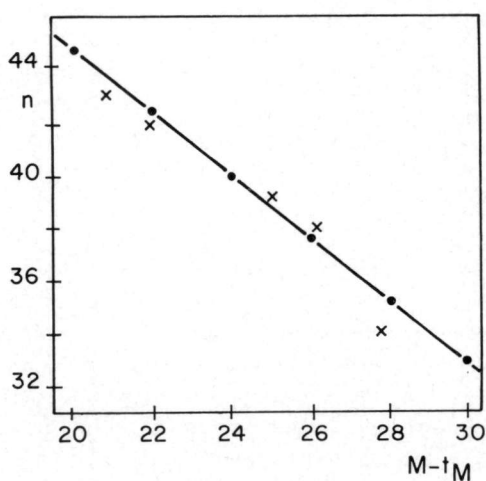
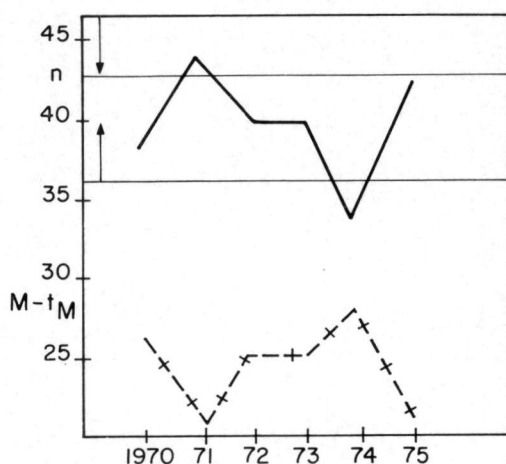


FIG. 9 et 10. — *G. anthophage* : ponte.

Si la température de 18 °C correspondant encore, comme pour la génération phyllophage, à un optimum pour l'ontogenèse de *Prays oleae*, il faut remarquer qu'au cours de la saison printanière de floraison de l'olivier dans notre région d'Andalousie, les températures maximales dépassent fréquemment 18 °C. Aussi, peut-on considérer qu'au-delà de 18 °C, le développement est plus ou moins freiné par ces températures élevées. Les données correspondant aux remarques qui suivent sont portées dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Durée de développement des divers stades de la génération anthophage de Prays oleae, données climatiques et analyse statistique

| Année | n | M-t _M | H. R. | Analyse statistique |
|--------|----|------------------|-------|-----------------------|
| O 1970 | 38 | 26 | 48 | $\bar{X} = 39,5$ |
| 1971 | 43 | 21 | 62 | $r = -0,951\ 0$ |
| 1972 | 40 | 25 | 51 | $y = 1,18\ x + 68,4$ |
| 1973 | 40 | 25 | 56 | $S = 3,209$ |
| 1974 | 34 | 28 | 54 | $P = 0,01$ |
| 1975 | 42 | 22 | 60 | |
| L 1970 | 39 | 29 | 50 | $\bar{X} = 42$ |
| 1971 | 44 | 25 | 55 | $r = -0,993\ 5$ |
| 1972 | 38 | 30 | 48 | $y = 1,16\ x + 72,85$ |
| 1973 | 42 | 26 | 58 | $S = 3,033$ |
| 1974 | 43 | 26 | 55 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 46 | 23 | 59 | |
| C 1970 | 13 | 32 | 40 | $\bar{X} = 18$ |
| 1971 | 15 | 31 | 46 | $r = -0,993\ 1$ |
| 1972 | 15 | 31 | 43 | $y = 2,03\ x - 78,20$ |
| 1973 | 20 | 29 | 57 | $S = 4,366$ |
| 1974 | 25 | 26 | 56 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 18 | 30 | 43 | |
| A 1970 | 24 | 33 | 39 | $\bar{X} = 22$ |
| 1971 | 22 | 31 | 47 | $r = 0,276\ 1$ |
| 1972 | 21 | 31 | 42 | $y = 0,31\ x + 12,37$ |
| 1973 | 22 | 31 | 45 | $S = 1,690$ |
| 1974 | 23 | 30 | 52 | |
| 1975 | 21 | 32 | 40 | |

M — t_M = moyenne des températures maximales.

Ponte.

Les figures 9 et 10 montrent nettement que les températures maximales ayant eu, de 1970 à 1975, une moyenne printanière variant entre 21 et 28 °C, la durée du développement embryonnaire fut en corrélation négative avec cette variable climatique, avec un coefficient de corrélation hautement significatif au seuil de 1 p. 100 d'erreur. De même, la droite de régression a une pente négative. Cela traduit clairement que des températures trop élevées et nettement supérieures à l'optimum présumé de 18 °C, sont susceptibles de ralentir considérablement la vitesse de développement embryonnaire de la Teigne de l'Olivier.

Larves.

D'après les figures 11 et 12, nous pouvons faire les mêmes remarques pour le développement des chenilles de *Prays*, avec des données hautement significatives du processus de ralentissement ontogénique par les températures printanières élevées.

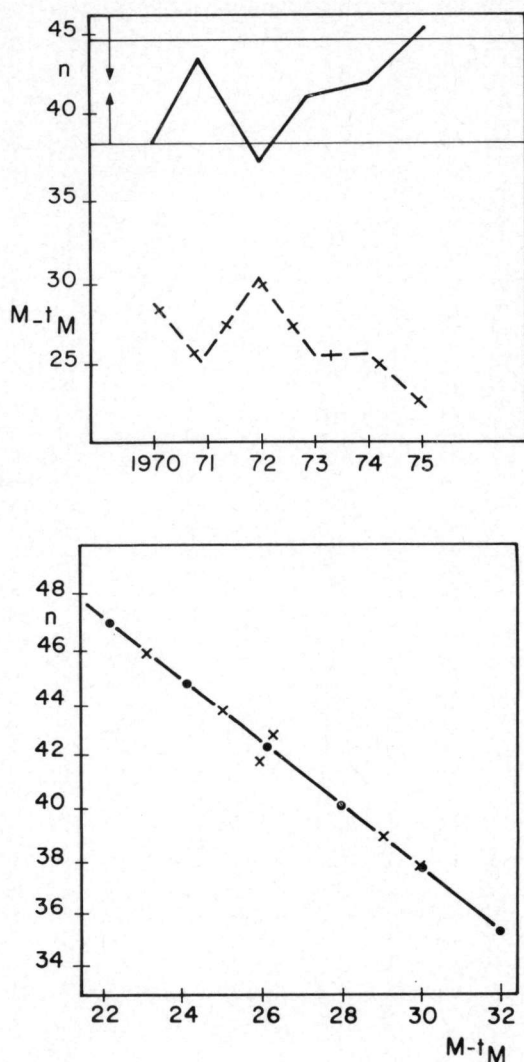
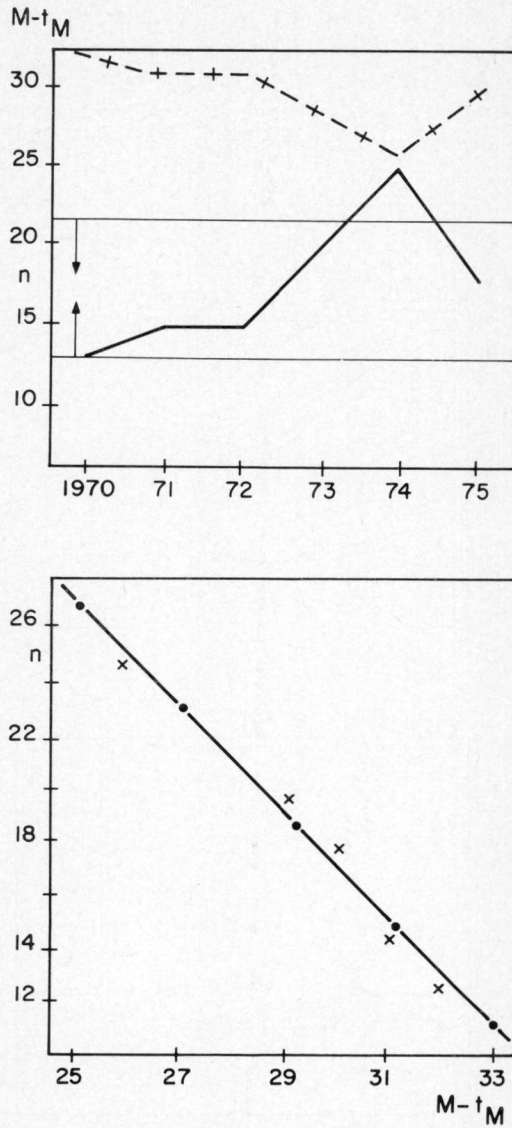


FIG. 11 et 12. — *G. anthophage* : larves.

Chrysalides.

Les mêmes conclusions sur ces maxima thermiques peuvent encore s'appliquer au développement des chrysalides de la génération anthophage, avec des valeurs expérimentales encore très hautement significatives (fig. 13 et 14).

FIG. 13 et 14. — *G. anthophage* : chrysalides.*Adultes.*

Contrairement aux phases évolutives précédentes de cette génération, l'activité imaginale est plutôt favorisée par ces températures élevées, avec un coefficient de corrélation positif assez peu significatif, comme l'indiquent la figure 15 et la pente moyennement accusée de la droite de régression (fig. 16).

Comme pour les papillons de la génération phyllophage, ceux de cette génération sont également favorisés par le degré hygrométrique de l'air (fig. 15) qui est une

2^e variable significative parmi l'ensemble des variables climatiques étudiées. Ainsi, avec des températures élevées et une hygrométrie ambiante qui ne baisse trop bas, l'activité imaginale paraît relativement proche d'un optimum. En 1^{re} approximation, cet optimum correspondrait à une moyenne saisonnière des optima journalières de l'ordre de 30 °C et de l'hygrométrie relative de l'air de l'ordre de 50 p. 100.

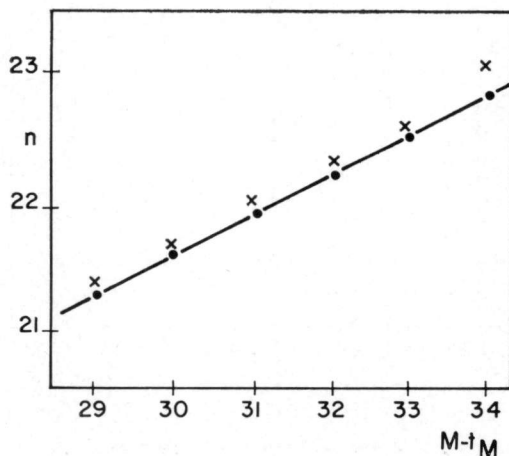
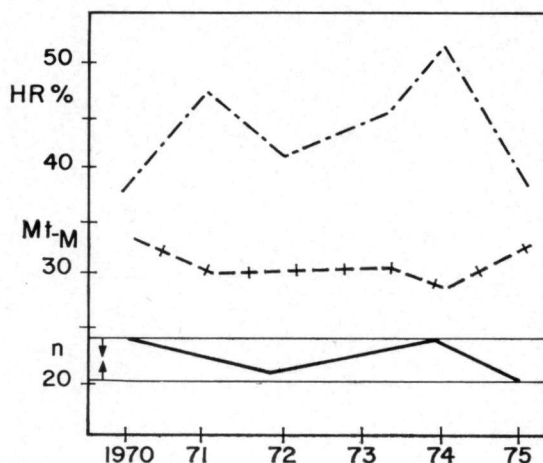


FIG. 15 et 16. — *G. anthophage* : adultes.

III. Génération carpophage

Au cours de cette période estivale et automnale d'évolution de la génération carpophage, les températures restent en permanence très élevées dans la région de Grenade. Aussi, avons-nous trouvé comme pour la génération précédente, des corrélations entre l'ontogenèse de l'insecte dans les olives et les moyennes des maxima

TABLEAU 3

Durée de développement des divers stades de la génération carpoophage de Prays oleae, données climatiques et analyse statistique

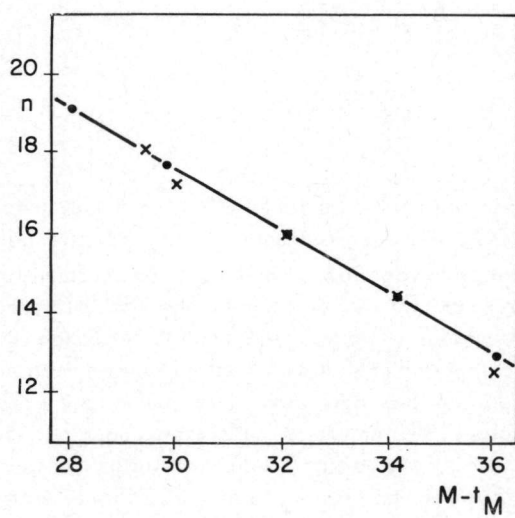
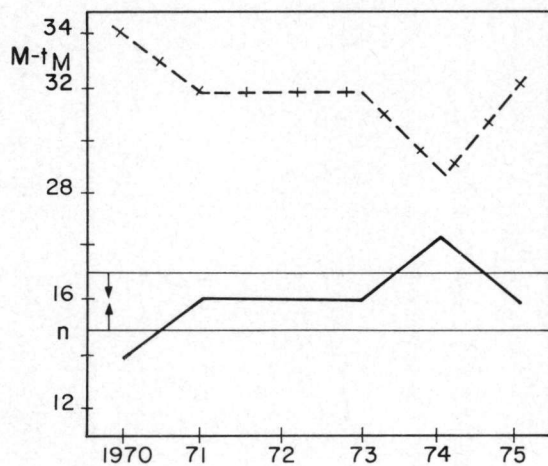
| Année | n | M-t _M | H. R. | Analyse statistique |
|--------|-----|------------------|-------|-----------------------|
| O 1970 | 14 | 34 | 40 | $\bar{X} = 16$ |
| 1971 | 16 | 32 | 47 | $r = -0,986\ 9$ |
| 1972 | 16 | 32 | 44 | $y = 0,78\ x - 40,8$ |
| 1973 | 16 | 32 | 50 | $S = 1,26$ |
| 1974 | 18 | 29 | 53 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 16 | 32 | 38 | |
| L 1970 | 108 | 30 | 49 | $\bar{X} = 109$ |
| 1971 | 108 | 30 | 49 | $S = 8,56$ |
| 1972 | 110 | 27 | 55 | |
| 1973 | 123 | 30 | 54 | |
| 1974 | 96 | 29 | 48 | |
| 1975 | 108 | 29 | 48 | |
| C 1970 | 35 | 24 | 60 | $\bar{X} = 42$ |
| 1971 | 30 | 26 | 55 | $r = -0,988\ 5$ |
| 1972 | 56 | 19 | 74 | $y = 3,82\ x - 127,4$ |
| 1973 | 44 | 22 | 59 | $S = 11,11$ |
| 1974 | 54 | 19 | 54 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 33 | 24 | 50 | |
| A 1970 | 46 | 21 | 65 | $\bar{X} = 49$ |
| 1971 | 45 | 21 | 65 | $r = -0,994\ 6$ |
| 1972 | 56 | 18 | 75 | $y = 3,7\ x - 123,7$ |
| 1973 | 52 | 19 | 70 | $S = 9,45$ |
| 1974 | 62 | 17 | 62 | $P = 0,001$ |
| 1975 | 35 | 24 | 50 | |

journaliers pour la période correspondante. C'est ce qui apparaît dans le tableau 3, ainsi que sur les figures 17 à 22 pour les stades œuf, chrysalide et adulte.

Le développement embryonnaire de la Teigne au cours de la génération carpoophage est inversement proportionnel à l'élévation des températures, c'est-à-dire que les maxima journaliers élevés ralentissent sérieusement l'embryogenèse. Toutefois, au stade suivant, les chenilles ne sont en aucune manière influencées dans leur développement par une variable climatique quelconque parmi celles dont nous disposons pour l'analyse. En particulier, la moyenne des températures maximales journalières au cours de la période de vie larvaire dans l'olive ne présente aucune corrélation, positive ou négative. Il est possible que, la larve étant enfoncée dans les tissus du fruit et du noyau, elle soit plus ou moins à l'abri d'importantes fluctuations thermiques externes et que ce soient plutôt l'habitat alimentaire et la qualité de l'alimentation qui influe principalement sur la durée du développement larvaire.

Mais à nouveau, au stade chrysalide, la durée de développement est en corrélation inverse avec la moyenne des températures maximales journalières.

Il en est de même au stade imaginal, avec une corrélation hautement significative comme aux stades œuf et chrysalide. Il convient de remarquer que la durée du vol imaginal devient ici « bloquée » plus ou moins par les températures automnales

FIG. 17 et 18. — *G. carpophage* : ponte.

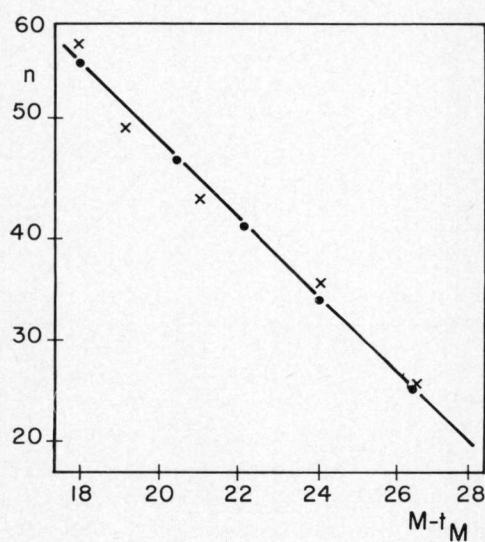
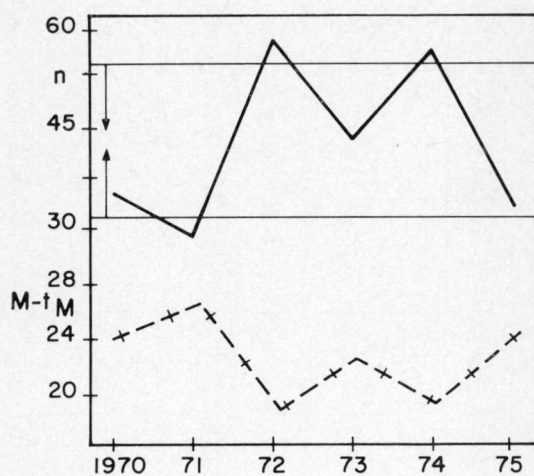
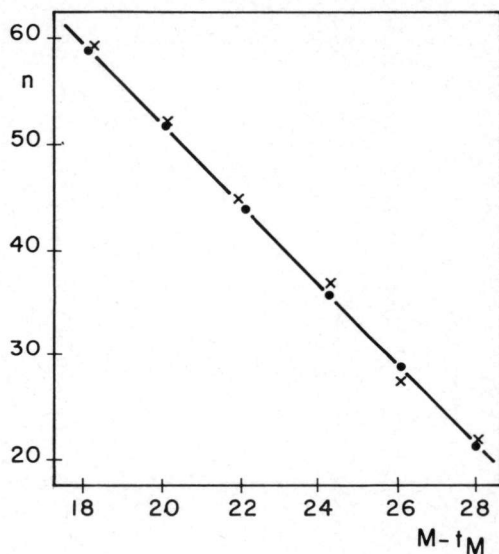
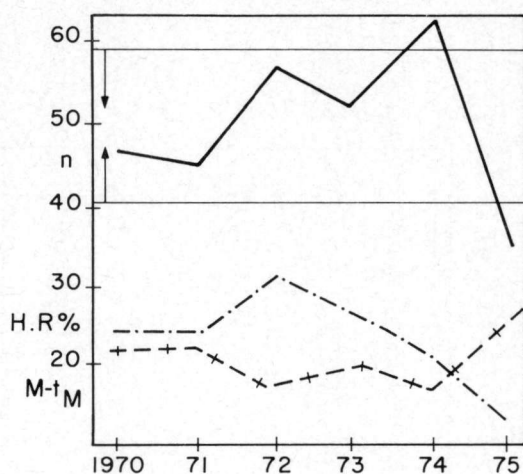


FIG. 19 et 20. — *G. carpophage* : chrysalides.

FIG. 21 et 22. — *G. carpophage* : adultes.

moins élevées, alors que, pour les saisons de vol des papillons des générations phyllophage et anthrophage, on assistait à un effet inverse des températures maximales. Cela permet ainsi de situer l'optimum thermique d'activité imaginale de la Teigne de l'Olivier approximativement dans un intervalle de température de 30 à 33 °C, si on se réfère aux données climatiques correspondant aux saisons de vols printaniers (papillons de la génération phyllophage) dans la région de Grenade et automnaux (papillons de la génération carpophage).

Reçu pour publication en janvier 1977.

Remerciements

Nous remercions M. A. Panis pour les conseils qu'il nous a donnés au cours de la rédaction de nos travaux.

Summary

*Bio-ecology of the development stages of Prays oleae Bern.,
in Granada (Spain) (Lepidoptera, Plutellidae)*

The relation between the zone climatic variables and total duration of the development stages of *Prays oleae* Bern. in southern Spain (Granada) has been studied, under natural conditions, for a whole time of 6 years.

Maximum and minimum temperature values, essential for phytophagous development have been obtained. Statistically significant correlations of different insect stages with thermic values of the year as well as with relative humidity (for adults) have been found.

Références bibliographiques

- ARAMBOURG Y., 1964. Caractéristiques du peuplement entomologique de l'olivier dans le Sahel de Sfax. *Ann. Inst. Nat. Rech. Agr. Tunisie*, **37**, 1-137.
- O.I.L.B. (S.R.O.P.), 1972. Comptes-rendus de la Réunion tenue à Naples (18-21 mai 1972).
- RAMOS P., CAMPOS M., 1975. Algunas observaciones biológicas sobre *Prays oleae* en Granada. *II Semin. Oleicol. Intern. Córdoba*, oct. 1975.
- TOMINIC A., 1962. New contribution to the knowledge of *Prays oleaellus* F. *Agronomija*, **4**, 217-235.
-

Contents

| | |
|--|-----|
| R. RAHN. — Variation of the time of sexual activity of <i>A. assectella</i> during the night in relation with temperature..... | 1 |
| J. RIOM et B. GERBINOT. — Biological and ecological study of <i>Matsucoccus feytaudi</i> , Ducasse, 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xyllococcinae) in the south-east of France. General biology and phenology..... | 11 |
| J. FOURCHE, C. GUILLET, B. CALVEZ, G. BOSQUET. — The energetic metabolism of the pupae of <i>Pieris brassicae</i> (Lepidoptera) during metamorphosis and diapause. Attempt to establish a balance | 51 |
| Y. BOUCHERY. — <i>Aphis fabae</i> Scop. (Homoptère Aphididae) in Alsace. Populations fluctuations on spring horse bean according to the environmental factors (temperature, rain, natural enemies, host plant) | 63 |
| R. BOURNOVILLE. — Study of some relationships between the plant (species, variety, phenological stage) and the pea aphid <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris (Homoptera, Aphididae) | 87 |
| Y. BOUCHERY. — The aphids <i>Aphis fabae</i> Scop. and <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris (Homoptera, Aphididae) pests of <i>Vicia faba</i> L. in the north-eastern France : action on the yield, nature of damage | 99 |
| J. L. RIVIERE. — Effect of propoxur on the reproduction of <i>Blattella germanica</i> L. | 111 |
| P. J. CHARLES and A. ROQUES. — Notes on the biology of <i>Dioryctria mutarella</i> Fuchs (Lepidoptera, Phycitidae), an enemy of shoots and cones of scotch pine in Fontainebleau forest | 117 |
| J. A. TSITSIPIS. — Effect of constant temperatures on the eggs of the olive fruit fly, <i>Dacus oleae</i> (Diptera, Tephritidae) | 133 |
| A. G. MANOUKAS. — Biological characteristics of <i>Dacus oleae</i> larvae (Diptera, Tephritidae) reared in a basal diet with variable levels of ingredients | 141 |
| G. E. HANIOTAKIS and P. CATSOULACOS. — A new chemosterilant for <i>Dacus oleae</i> (Gmelin) | 149 |
| P. RAMOS, M. CAMPOS and J. M. RAMOS. — Bio-ecology of the development stages of <i>Prays oleae</i> Bern., in Granada (Spain) (Lepidoptera, Plutellidae) | 155 |

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) résumé (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) introduction dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) techniques expérimentales et matériel utilisé, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) résultats, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) discussion et conclusions ; f) titre et résumé anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) remerciements pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) références bibliographiques.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin), la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : $12,5 \times 19$ cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9×12 ; 4 photos : $9 \times 5,5$; 6 photos : $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M. L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS — 6-1977

Dépôt légal : 2^e trimestre 1977. N° d'impression : 24463

CPPAP n° 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

| TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1977 | France | Étranger | Le N° |
|--|--------|----------|-------|
| ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an..... | 270 F | 296 F | 65 F |
| ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n°s par an..... | 270 F | 296 F | 65 F |
| ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an..... | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an..... | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an..... | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an..... | 210 F | 232 F | 65 F |
| ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an..... | 210 F | 232 F | 65 F |
| ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an..... | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an..... | 240 F | 264 F | 85 F |
| ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n°s par an..... | 125 F | 140 F | 85 F |
| ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 n°s par an (1)..... | 270 F | 296 F | 65 F |

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale*, *Biochimie*, *Biophysique* doivent être adressés à :
« Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 60 F — Étranger sauf R. F. A. : 70 F
— Le numéro : France : 20 F — Étranger sauf R. F. A. : 25 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

| | |
|--|----------|
| Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon 0-12 et notice explicative, par J. Chrétien.
218 p. et une carte, 1977..... | 53,50 F |
| Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Séguéy.
152 p. et une carte, 1975..... | 53,50 F |
| Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot.
171 p. et une carte, 1975..... | 53,50 F |
| Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. C. Favrot.
177 p. et une carte, 1974..... | 53,50 F |
| Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier.
107 p. et une carte, 1974..... | 53,50 F |
| Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974..... | 52,00 F |
| L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974..... | 35,00 F |
| Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973..... | 150,00 F |
| Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin.
111 p. et 140 fiches, 1974..... | 150,00 F |
| Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau.
223 p., 1974..... | 85,00 F |
| Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.
144 p., 1973..... | 58,85 F |
| Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973..... | 120,00 F |
| Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition INRA-CNRS
549 p., 1973..... | 160,50 F |
| Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972..... | 80,00 F |
| IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972..... | 60,00 F |

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Table des Matières

| | |
|---|-----|
| R. RAHN. — Nouvelles données sur l'influence de facteurs externes (lumière et température) sur le rythme des activités de reproduction chez <i>A. assectella</i> (Lep. Plut.) | 1 |
| J. RIOM et B. GERBINOT. — Etude biologique et écologique de la Cochenille du pin maritime <i>Matsucoccus feytaudi</i> , Ducasse, 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) dans le Sud-Est de la France. I. — Biologie générale et phénologie | 11 |
| J. FOURCHE, C. GUILLET, B. CALVEZ, G. BOSQUET. — Le métabolisme énergétique des nymphes de <i>Pieris brassicae</i> (Lépidoptères) au cours de la métamorphose et de la diapause. Essai d'établissement d'un bilan | 51 |
| Y. BOUCHERY. — Le puceron noir de la fève <i>Aphis fabae</i> Scop. (Homoptère Aphididae) en Alsace : fluctuations de populations sur féverole de printemps en relation avec les facteurs du milieu (température, pluviométrie, aphidiphages, plante-hôte) | 63 |
| R. BOURNOVILLE. — Etude de quelques relations entre le végétal (espèce, variété, stade phénologique) et le puceron du pois <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris (Homoptera Aphididae) | 87 |
| Y. BOUCHERY. — Les pucerons <i>Aphis fabae</i> Scop. et <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris (Homoptère Aphididae) déprédateurs de la féverole de printemps (<i>Vicia faba</i> L.) dans le Nord-Est de la France : influence sur le rendement des cultures. Mécanisme de la déprédation | 99 |
| J. L. RIVIERE. — Action du propoxur sur la reproduction de <i>Blattella germanica</i> (L.). | 111 |
| P. J. CHARLES, A. ROQUES. — Observations sur la biologie de <i>Dioryctria mutarella</i> Fuchs (Lepidoptera Phycitidae), ravageur des pousses et des cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau | 117 |
| J. A. TSITSIPIS. — Effect of constant temperatures on the eggs of the olive fruit fly, <i>Dacus oleae</i> (Diptera, Tephritidae) (Effet des températures constantes sur les œufs de la Mouche de l'olive <i>D. oleae</i>) | 133 |
| A. G. MANOUKAS. — Biological characteristics of <i>Dacus oleae</i> larvae (Diptera, Tephritidae) reared in a basal diet with variable levels of ingredients (Caractéristiques biologiques des larves de <i>Dacus oleae</i> (Diptera, Tephritidae), élevées sur milieux nutritifs larvaires contenant des composants à concentration variable) | 141 |
| G. E. HANIOTAKIS, P. CATSOULACOS. — A new chemosterilant for <i>Dacus oleae</i> (Gmelin) (Un nouveau chimiostérilisant pour <i>Dacus oleae</i>) | 149 |
| P. RAMOS, M. CAMPOS, J. M. RAMOS. — Bio-écologie des stades de développement de <i>Prays oleae</i> Bern. à Grenade (Espagne) (Lepidoptera, Plutellidae) | 155 |